

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme E. BLOCH

ANCIEN PRÉPARATEUR DÉLÉGUÉ À L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

1^{re} THÈSE. — DISSYMMÉTRIES DE STRUCTURE DE RHIZOMES SOUMIS
A CERTAINES ACTIONS MÉCANIQUES. LEUR ÉTUDE EXPÉRIMENTALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *11* Juin 1924, devant la Commission d'examen :

MM. Louis GENTIL. *Président.*

DANGEARD .. }
PORTIER..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1924

Série A n° 973
N° d'ordre 1801 :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme E. BLOCH

ANCIEN PRÉPARATEUR DÉLÉGUÉ A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

1^{re} THÈSE. — DISSYMÉTRIES DE STRUCTURE DE RHIZOMES SOUMIS
A CERTAINES ACTIONS MÉCANIQUES. LEUR ÉTUDE EXPÉRIMENTALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *11* Juin 1924, devant la Commission d'examen :

MM. Louis GENTIL. *Président.*

DANGEARD .. }
PORTIER..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1924

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS



MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire. . . . P. APPELL.

*Professeurs honoraire*s. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
PRUVOT.



Professeurs

Émile PICARD . . . Analyse supérieure et algèbre supérieure.
KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET Électrotechnique générale.
WALLERANT Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER . . Chimie générale.
Gabriel BERTRAND . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
ABRAHAM Physique.
CARTAN Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
LAPICQUE Physiologie générale.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON Physique générale.
DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND . . . Géologie appliquée et géologie régionale.
LESPIEAU Théories chimiques.
LEDUC Physique théorique et Physique céleste.
RABAUD Biologie expérimentale.
PORTIER Physiologie comparée.
DANGEARD Botanique.
MONTEL Mathématiques générales.
MAURAIN Physique du globe.
WINTREBERT Anatomie et Histologie comparées.
DUBOSCQ Biologie maritime.
HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER . . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).
SAGNAC Phys. théorique et Physique céleste.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
AUGER Chimie analyt. que.
M. GUICHART Chimie générale.
GUILLET Physique.
JULIA Mathématiques générales.
MAUGUIN Minéralogie.
BLARINGHEM Botanique.
MICHEL-LÉVY Pétrographie.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

A MES PARENTS

A LA MÉMOIRE
DE MES MAÎTRES
GASTON BONNIER
ET
LOUIS MATRUCHOT



Digitized by the Internet Archive
in 2026

DISSYMMÉTRIES DE STRUCTURE DE RHIZOMES

SOU MIS A CERTAINES ACTIONS MÉCANIQUES

LEUR ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Par M^{me} E. BLOCH

INTRODUCTION

Depuis quinze ans, de nombreuses excursions dans les Alpes de France, de Suisse, d'Italie, voire du Tyrol, m'ont permis de récolter, dans les hautes altitudes, un grand nombre de plantes, non seulement séduisantes par leur aspect extérieur, mais fort intéressantes par leurs caractères internes.

Des études anatomiques sur des rhizomes provenant des terrains pierreux de montagne [m'ont révélé certaines anomalies de structure que j'ai signalées dans un article (1) déjà ancien et que j'ai retrouvées, en les cherchant, dans des plantes de nos pays (forêt de Fontainebleau), dans ces éboulis rocheux qui, par leur arrangement, reproduisent les conditions mécaniques des moraines glaciaires.

Les mêmes anomalies, — elles résident essentiellement dans des différences de fonctionnement des assises génératrices, — se retrouvent chez les plantes alpestres et chez les plantes des éboulis de Fontainebleau et ne se retrouvent pas, même dans le voisinage, en terrain normal, chez les rhizomes des mêmes espèces ; bien plus, elles cessent d'exister en d'autres

(1) M^{me} E. BLOCH, Sur quelques anomalies de structure des plantes alpines (*Revue générale de Botanique*, t. XXII, 1910, p. 281 à 290).

portions du rhizome observé. Elles paraissent dues à des conditions physiques du terrain : c'est donc dans une action mécanique qu'il faut en rechercher la cause, et c'est cette action que je me suis proposé de réaliser par voie expérimentale. J'ai effectivement réussi à obtenir des dissymétries de structure analogues à celles des plantes récoltées en terrain pierreux : et c'est, d'une part, l'ensemble des découvertes anatomiques sur la dissymétrie de structure de certains rhizomes, d'autre part, l'état actuel de mes recherches expérimentales tendant à reproduire ces dissymétries que j'expose ici.

Je dois dire que, tant dans la découverte de ces anomalies que dans l'étude expérimentale de l'action mécanique de pression sur les différents organes des plantes, j'ai trouvé peu de renseignements dans les divers auteurs.

MOLLIARD (1) (1914, *Effets de la compression sur la structure des racines*) signale que des racines récoltées en terrain schisteux présentent les caractères anatomiques suivants : « 1° Les cellules présentent une taille sensiblement moindre ; 2° les éléments vivants ne subissent qu'une déformation assez faible, mais les cellules mortes, telles que les vaisseaux du bois, sont fortement aplaties ; 3° les cloisonnements cellulaires sont arrêtés pour une certaine valeur de la pression, sans que les cellules cessent de vivre ; 4° les éléments du bois et du liber se développent surtout parallèlement au plan de pression ; 5° les canaux sécréteurs peuvent ne plus se différencier ; 6° les éléments fibreux subissent une réduction importante ou totale ; 7° il se produit corrélativement une hyperplasie aux deux extrémités du grand axe de la racine comprimée. » Ce sont précisément ces caractères que présentent les rhizomes (2) et que j'ai reproduits expérimentalement.

G. NICOLAS (3) (1918, *Effets de la compression sur la structure d'une racine de « Dracæna »*) retrouve des caractères ana-

(1) *Revue générale de Botanique*, t. XXV bis (p. 529 à 538). — *Travaux de biologie végétale*. Livre dédié à GASTON BONNIER par ses élèves et ses amis à l'occasion du 25^e anniversaire de la fondation du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau et de la création de la *Revue générale de Botanique*.

(2) Cf. *loc. cit.*

(3) *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de l'Afrique du Nord*.

logues sur une racine développée en terrain pierreux. Telles sont les seules indications concernant l'anatomie.

En ce qui concerne l'expérience, des actions différentes de celles qui font l'objet de ce travail ont été expérimentées par divers auteurs [tension longitudinale, traction: JACCARD (1) (1914), LA RIVIÈRE (2) (1916)].

PFEFFER (3) (1893), mesurant la force que développe une plante au cours de sa croissance en épaisseur, utilise un dispositif (enveloppement plâtré) qui sera repris par ses élèves.

HALLBAUER (4) (1909) étudie, par ce procédé, l'influence d'un empêchement de croissance sur le fonctionnement des cellules initiales et les premiers stades du développement des tissus d'une germination.

GRABERT (5) (1914, *Influence d'un empêchement de croissance régulièrement réparti sur la différenciation interne de la tige des plantes*) recherche l'influence de l'emprisonnement sur l'accroissement en longueur et en épaisseur de la partie mise en expérience, et ses résultats anatomiques, qui ne concordent pas toujours avec les nôtres, seront discutés plus loin.

DE VRIES (6) (1875), dans un mémoire fondamental sur cette question, étudie successivement l'influence d'une diminution ou d'une augmentation de pression sur la croissance du bois de certains arbres, utilisant pour ces expériences un bandage de corde fine, mais très résistante. Ses résultats sont réunis dans les propositions suivantes: «1^o La croissance des organes élémentaires du bois, dans le sens radial et

(1) JACCARD, Structure anatomique des racines hypertendues (*Revue générale de Botanique*, t. XXV bis, 1914, p. 359 à 372).

(2) LA RIVIÈRE, Influence de la compression sur les tiges (*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, 1916).

(3) PFEFFER, Druck und Arbeitsleitung durch wachsende Pflanzen (*Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften*, bd. XX, 1893, p. 235 à 474).

(4) HALLBAUER, Ueber den Einfluss allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen (*Inaugural Dissertation*, Borna, Leipzig, 1909).

(5) GRABERT, Ueber den Einfluss allseitiger Radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels (*Inaugural Dissertation*, Halle, 1914).

(6) HUGO DE VRIES, Influence de la pression du liber sur la structure des couches annuelles (*Archives néerlandaises*, t. XI, 1875).

dans le sens tangentiel, est soumise à l'influence de la pression sous laquelle elle s'opère ; plus la pression est grande, plus sera faible l'expansion radiale (ou, respectivement, tangentielle) ; 2° le nombre des divisions cellulaires dans le cambium dépend de la pression radiale que celui-ci subit ; plus cette pression est grande, plus sera petit le nombre de divisions des cellules de chaque série radiale dans un même temps (les autres conditions étant d'ailleurs les mêmes) ; 3° le rapport du nombre des vaisseaux à celui des fibres ligneuses dans une couche de bois dépend de la pression sous laquelle cette couche a pris naissance ; plus cette pression est grande, plus ce rapport est défavorable au nombre des vaisseaux. »

Dans son mémoire sur l'accroissement en épaisseur des arbres feuillus et résineux, JACCARD (1) (1919), utilisant après de Vries, la pression d'un fort bandage d'étoffe sur des tiges d'arbres, a obtenu des résultats morphologiques et anatomiques qui, avec ceux de Vries, sont à rapprocher des nôtres : notamment, bourrelets d'épaississement se développant au-dessus du bandage et aussi entre ses spires d'enroulement, réduction du nombre normal de vaisseaux dans le bois, diminution du nombre des divisions cellulaires, réduction de la taille des organes élémentaires du bois.

Personnellement, avec des dispositifs variés mais différents, nous avons expérimenté constamment sur des plantes annuelles conduites méthodiquement de leur germination jusqu'à leur fructification (2). Nous avons reproduit ainsi tous les aspects découverts chez les rhizomes des terrains pierreux et démontré l'origine mécanique de ces dissymétries (3). Il

(1) JACCARD, Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres (*Mémoire primé et publié par la Fondation Schnyder von Wartensee, à Zurich, 1919*).

(2) Mme E. BLOCH, Sur les modifications produites dans la structure des racines et des tiges par une compression extérieure (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLVIII, 1914).

(3) Mme E. BLOCH, Modifications anatomiques des racines par action mécanique (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXIX, 1919). Modifications des racines et des tiges par action mécanique (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXII, 1921). Le rôle des actions mécaniques dans la croissance en épaisseur des racines et des tiges (*C. R. des séances de la Société de biologie*, 26 novembre 1921).

résulte en outre de nos expériences, — et c'est là un fait qui n'est pas sans intérêt au point de vue biologique général, — que certaines actions mécaniques ont sur le fonctionnement des assises génératrices un pouvoir inhibiteur ou excitateur.

* * *

Je tiens à exprimer ici ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont aidée dans l'élaboration de ce travail. J'adresse mon hommage à la mémoire de mon maître M. Gaston BONNIER. M. Marin MOLLIARD, doyen de la Faculté des Sciences de Paris et professeur de physiologie végétale à cette Faculté, a bien voulu s'intéresser à mes recherches et, à diverses reprises, m'aider de ses conseils éclairés. C'est à M. COSTANTIN, professeur de botanique au Muséum national d'Histoire naturelle que je dois d'avoir pu poursuivre, dans les terrains de culture du Muséum (1), mes expériences qui avaient été entreprises au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau (2) ; c'était une circonstance importante pour la réussite de ce travail, auquel il a bien voulu s'intéresser constamment.

Je n'oublierai jamais, dans mes sentiments reconnaissants, le précieux appui que m'a donné, en m'acceptant auprès de lui dans son laboratoire, en me choisissant comme préparateur et en m'aidant de ses précieux conseils et de ses encouragements, mon maître vénéré et regretté M. MATRUCHOT, et je remercie M. BLARINGHEM, professeur de botanique à la Faculté des Sciences, son successeur, qui m'a permis de continuer à utiliser, sans réserves, les ressources du Laboratoire de l'École normale supérieure.

(1) J'adresse mes remerciements à M. CAILLE, chef du Service des terrains de culture (à l'époque où j'y fis mes expériences), qui a facilité, dans une large mesure, leur réalisation.

(2) Je remercie aussi M. DUFOUR, directeur du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, où se firent mes premiers essais (1911).

CHAPITRE PREMIER

ANOMALIES DE STRUCTURE DE CERTAINS RHIZOMES

Les rhizomes sur lesquels nous avons relevé des anomalies de structure localisées appartiennent aux familles les plus variées : Dicotylédones dialypétales (Renonculacées, Rosacées, Cistinées, Euphorbiacées), apétales (Polygonées) ou gamopétales (Primulacées, Scrofularinées, Rubiacées, Composées). Les uns sont d'ailleurs très grêles (1 à 2 millimètres de diamètre : *Anemone baldensis*, *Potentilla nitida*, *Achillea nana*, *Bartsia alpina*), les autres relativement épais (4 à 5 millimètres de diamètre : *Geum reptans*, *Helianthemum vulgare*, *Galium mollugo*).

Leurs stations de récolte s'étagent des régions basses (forêt de Fontainebleau, sensiblement le niveau de la mer), aux altitudes élevées des hautes vallées des Alpes et des Pyrénées : glacier des Ignes, 3 000 mètres environ (Arolla, Valais) ; Val de Moiry, 2 800 mètres (Valais), chemin du col de Rosetta, 1 800 mètres (dans les dolomites de San Martino di Castrozza Tyrol) région de l'Observatoire du Pic du Midi, 2 800 mètres ; (Bagnères-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées).

Tous ont été recueillis dans des terrains pierreux : moraines des glaciers alpins, montagnes à roches cristallines (gneiss, schistes variés), éboulis des massifs dolomitiques du Tyrol, montagnes calcaires à schistes ardoisiers, amoncellements détritiques de grès de la forêt de Fontainebleau.

Or, quelle que soit la diversité de la nature géologique de ces terrains, — et elle est considérable, — on ne peut manquer d'être frappé par la similitude de leur texture mécanique. Ce sont toujours des écroulements de cailloux en plaques ou en blocs plus ou moins volumineux, ayant trouvé des positions d'équilibre suffisantes pour qu'une plante puisse s'y fixer : les

rhizomes des plantes rabougries des Alpes s'insinuent sous des plaques schisteuses; ceux des espèces de nos pays de plaines cheminent entre les cailloux gréseux; tous végètent dans des conditions mécaniques particulières.

Pour mettre en évidence l'action mécanique, les points du végétal soumis au contact d'une pierre ou d'une paroi de rocher ont été systématiquement marqués d'un vernis coloré, au moment de la récolte. Or, l'étude anatomique de ces rhizomes révèle le fait suivant: c'est aux plages colorées extérieurement par le vernis que correspondent des secteurs dans lesquels les tissus n'ont pas évolué normalement. Les plantes des mêmes espèces recueillies dans les mêmes régions, mais en terrain meuble, et les portions des rhizomes déformés qui ont pu échapper à l'action mécanique présentent toutes une structure normale.

Les anomalies résident essentiellement en des dissymétries de structure dues tant à l'inégalité de fonctionnement des assises génératrices qu'à la division et à l'évolution anormales des cellules des tissus primaires.

Dans certains cas, les anomalies de structure portent sur la périphérie du rhizome: l'assise subéro-phellodermique a fonctionné inégalement. Tantôt (*Primula integrifolia*) elle n'est différenciée que dans une partie de la circonférence, les autres portions ayant conservé un épiderme de formation primaire; tantôt elle est différenciée dans tout le rhizome, mais a fonctionné d'une manière inégale: d'un côté, dans l'écorce secondaire, le nombre des rangées de cellules est moindre et leur taille est notablement réduite, alors que, de l'autre côté, leur développement est resté normal (c'est le cas d'*Achillea nana*).

Dans d'autres cas, les anomalies portent sur le cylindre central: c'est l'assise libéro-ligneuse qui a fonctionné inégalement, et ces anomalies du cylindre central coexistent avec des formations symétriques normales dans la périphérie provenant soit d'une écorce formée de tissus primaires (*Bartsia alpina*), soit d'une écorce secondaire dans laquelle le liège et le phelloderme se sont développés régulièrement (c'est le cas de *Rumex pyrenæus*).

Mais, le plus fréquemment, les anomalies atteignent à la fois la périphérie et le cylindre central : les deux assises génératrices ont l'une et l'autre fonctionné inégalement, produisant une quantité de bois, de liber et d'écorce beaucoup moindre

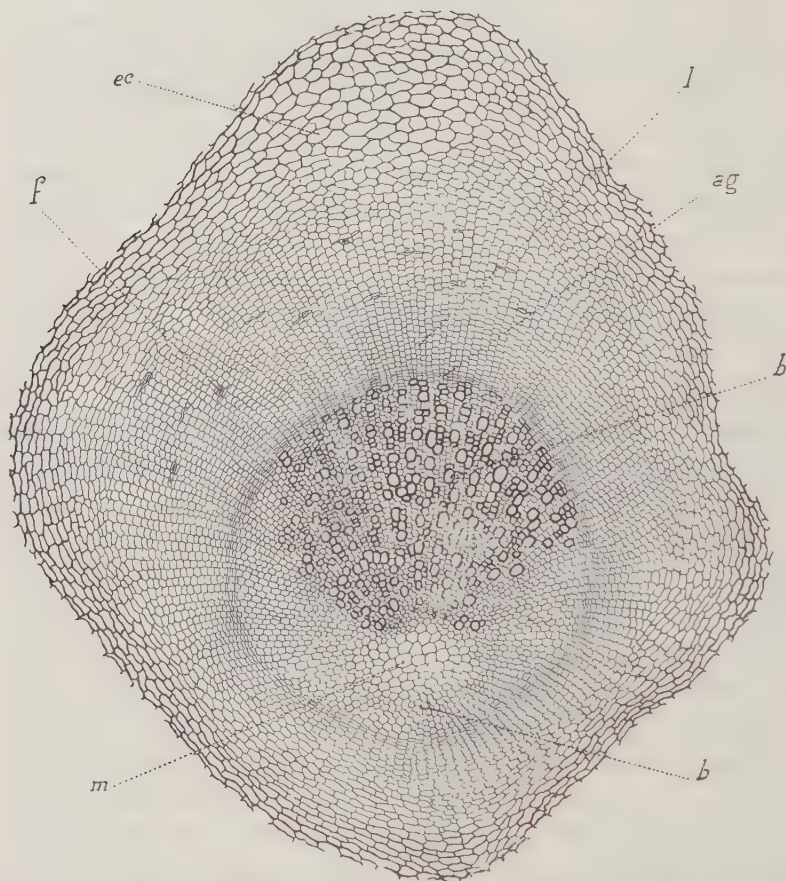


Fig. 1. — Rhizome d'*Anemone baldensis*. Coupe transversale montrant la dissymétrie de structure. — *b*, bois ; *l*, liber ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *ec*, écorce ; *f*, fibres ; *m*, moelle. (Gr. : 50.)

d'un côté du rhizome, en même temps que la taille des cellules est sensiblement plus petite que du côté opposé. C'est le cas observé dans la majorité des rhizomes étudiés : *Geum reptans*, *Potentilla nitida*, *Anemone baldensis*, *Helianthemum vulgare*, *Galium mollugo*. Si l'assise subéro-phellodermique n'est pas différenciée, la dissymétrie des tissus primaires de l'écorce

s'associe à la dissymétrie des tissus libéro-ligneux secondaires : c'est le cas de *Mercurialis perennis*.

A côté de ces modifications primordiales de la structure normale, d'autres tissus subissent d'importantes modifications [réduction pouvant aller jusqu'à la disparition des éléments fibreux (fig. 1) ; lignification précoce et anormale de la région vasculaire ou des tissus périphériques]. Nous les décrirons au cours de nos observations, car nous allons donner quelques exemples typiques des anomalies que présentent les rhizomes.

A. — Inégalité de fonctionnement de l'assise subéro-phellodermique.

I. *Primula integrifolia* L. (Zillerthal, Tyrol, septembre 1911. Diamètre : 2 millimètres).

Dans un parenchyme uniforme, se trouvent, comme à l'état normal, des faisceaux libéro-ligneux entourés chacun d'un endoderme distinct. Ces faisceaux, disposés à peu près symétriquement, suivant une circonférence, présentent presque tous quelques fibres sclérifiées accolées au bois, sans ordre (caractère normal). Il y a aussi des faisceaux formés uniquement de fibres, intercalés entre les faisceaux libéro-ligneux (caractère normal). Normalement, l'assise subéro-phellodermique se différencie dans l'épiderme. La dissymétrie dans les tissus n'existe que dans la partie externe de ce rhizome. D'un côté, il est limité par un épiderme simple, à parois cellulósiques, légèrement cutinisées et, au-dessous, il y a une ou deux assises de cellules collenchymateuses. De l'autre côté, où il subissait le contact d'une pierre, l'épiderme est fortement cutinisé ou lignifié et même, en certains points, l'une des assises sous-jacentes est lignifiée elle aussi ; d'autres cellules se divisent pour donner du liège.

II. *Achillea nana* L. (Diamètre : 1^{mm},5 environ).

La moelle bien développée (son diamètre correspond à 35 divisions micrométriques) est entourée d'un anneau ligneux complet, entouré lui-même de liber, dans lequel se trouvent des canaux sécréteurs. L'assise libéro-ligneuse a fonctionné uniformément, produisant bois et liber secondaires en quan-

tités égales dans les différentes directions. La moelle et les formations libéro-ligneuses, avec leurs canaux sécréteurs, possèdent la symétrie par rapport à un axe (caractères normaux). La dissymétrie, peu accentuée d'ailleurs, n'apparaît qu'à l'extérieur du cylindre central. Le phelloderme présente environ 15 épaisseurs de cellules dans l'une des moitiés du rhizome, tandis que, dans l'autre, située au contact d'une pierre, il y en a environ 13. Le liège est uniformément développé. Si l'on mesure à l'aide du micromètre oculaire l'épaisseur de l'écorce des deux côtés, on voit que les 15 assises de cellules correspondent à 26 divisions micrométriques, tandis que les 13 assises équivalent à 16 divisions micrométriques. La différence d'épaisseur de l'écorce est donc due à la différence de taille des cellules plus qu'au nombre différent de leurs assises.

B. — Inégalité de fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

I. *Bartsia alpina* L. (fig. 2) (Moraine du glacier des Ignes, Arolla, Valais, août 1908. Diamètre : 1^{mm},1).

Les caractères du rhizome normal se retrouvent dans l'épiderme cellulósique, formé d'une assise de cellules régulières sur tout le pourtour, ainsi que dans l'écorce sensiblement uniforme et qui présente 6 à 8 assises de cellules toutes semblables. De même, l'endoderme est bien développé partout. Les fibres péricycliques sont inégalement réparties : leur nombre total dans une des moitiés du cercle est de 72, tandis que l'autre moitié en contient 64. Le secteur du rhizome développé au contact d'une plaque schisteuse présente 11 épaisseurs de liber (correspondant à 2 divisions du micromètre oculaire) et qui a l'aspect de liber écrasé, tandis que ces éléments ont un aspect normal dans les autres secteurs du cercle où ils sont représentés par 16 épaisseurs de cellules (correspondant à 5 divisions du micromètre oculaire).

Le bois est environ sept fois plus développé dans la portion normale (20 divisions micrométriques) que dans l'autre (3 divisions micrométriques). De plus, dans cette région, il

n'y a pas de vaisseaux différenciés. Il faut noter que c'est dans la région où le bois est le plus abondant que le nombre des fibres péri-cycliques est le moins élevé (64 au lieu de 72).

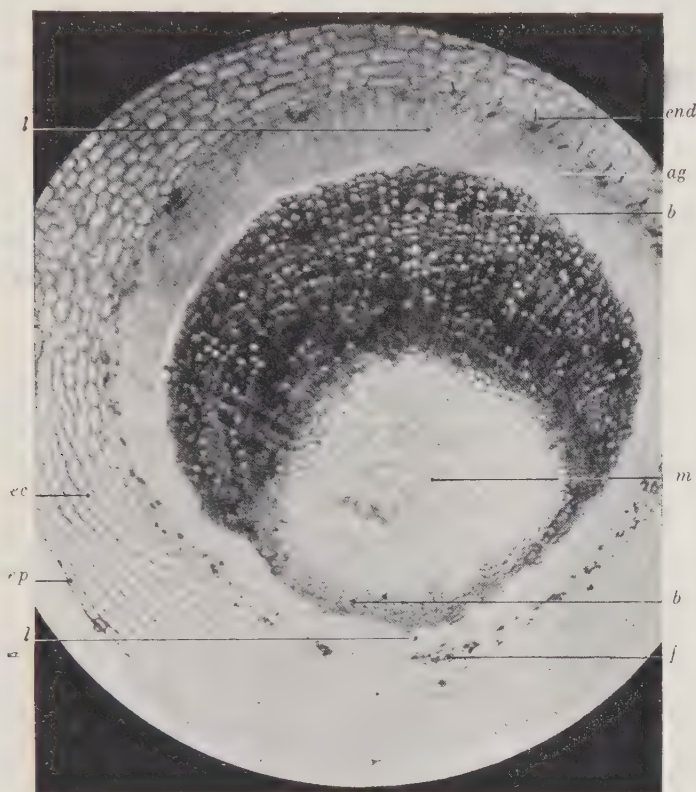


Fig. 2. — Rhizome de *Bartsia alpina*. Coupe transversale montrant l'inégalité de fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse et la dissymétrie de structure qui en résulte. — *b*, bois; *l*, liber; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *ec*, écorce; *ep*, épiderme; *end*, endoderme; *f*, fibres; *m*, moelle. (Gr. : 100.)

II. — *Rumex pyrenæus* Pourr. (variété de *Rumex scutatus* L.) [Région de Bagnères-de-Bigorre (1), Hautes-Pyrénées. Diamètre : 2mm,5].

L'écorce, formée de phelloderme et de liège (4 assises environ) est d'épaisseur à peu près uniforme ; le phelloderme est

(1) M. BOUGET, botaniste de l'observatoire du Pic-du-Midi, à Bagnères-de-Bigorre, a eu l'amabilité de nous faire parvenir un certain nombre de plantes pyrénéennes. Nous sommes heureux de saisir cette occasion de lui adresser nos remerciements.

en partie lignifié et le liège très fortement subérifié ; on remarque, dans l'écorce, la présence de paquets de fibres de sclérenchyme (tous ces caractères sont normaux). Le liber présente une dissymétrie : son épaisseur correspond à 30 divisions micrométriques d'un côté et à 26 de l'autre (qui était au contact d'une pierre). Il y a dans le liber des intercalations répétées de fibres sclérifiées (normales) analogues à celles qui existent dans l'écorce. Les formations ligneuses sont environ deux fois plus abondantes (24 assises de cellules) dans l'une des moitiés du rhizome que dans l'autre (14 assises). La dissymétrie, signalée pour le liber, est plus accusée encore dans le tissu ligneux. La moelle est bien développée.

C. — Inégalité de fonctionnement des deux assises génératrices subéro-phellodermique et libéro-ligneuse ou inégalité de fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse et dissymétrie des tissus primaires de l'écorce.

I. *Geum reptans* L. (Éboulis à Sulden, Tyrol, août 1911. Diamètre : 5 millimètres).

Le bois présente environ 11 épaisseurs de cellules du côté où le rhizome supportait le contact d'une plaque schisteuse, tandis que du côté opposé il en a 66 à 70 ; le liber a 22 assises de cellules (environ les deux tiers de ce que l'on voit du côté opposé : 35) ; le phelloderme a 6 assises développées d'un côté et 9 de l'autre, tandis que le liège en a 8 et 12. Ce rhizome de *Geum reptans* fournit un exemple très net de l'inégalité du fonctionnement des 2 assises génératrices subéro-phellodermique et libéro-ligneuse. La dissymétrie mise à part, les caractères anatomiques normaux se retrouvent dans ce rhizome.

II. *Potentilla nitida* L. (Éboulis dolomitique du massif de la Pala près de San Martino di Castrozza, Tyrol, août 1910. Diamètre : 1^{mm},5 environ).

De l'extérieur jusqu'au liber, l'ensemble des tissus a une épaisseur correspondant à 24 divisions micrométriques dans

une moitié du cercle et à 10 dans l'autre. Le liège est plus ou moins exfolié et ne présente aucun caractère remarquable. Le liber correspond à 60 divisions micrométriques dans une moitié du cercle et à 15 dans l'autre ; le bois à 32 divisions micrométriques dans une moitié et à 7 dans l'autre. L'écorce est donc deux fois et demie plus développée dans une moitié du rhizome que dans l'autre ; pour le liber et le bois, le développement est quatre fois à quatre fois et demie plus important de ce même côté. C'est la zone où les tissus sont réduits qui végétait sous une pierre et à son contact. Les caractères normaux des Rosacées se retrouvent dans ce rhizome, la dissymétrie mise à part.

III. *Anemone baldensis* L. (fig. 1) (Éboulis granitique au fond du Val de Moiry, Valais, août 1908. Diamètre : 2 millimètres).

L'assise génératrice libéro-ligneuse a fonctionné, produisant d'un côté une quantité notable de bois (47 divisions micrométriques). Du même côté, le liber et l'écorce ont ensemble une épaisseur correspondant à 70 divisions micrométriques. Du côté opposé, développé au contact d'un caillou, le bois est réduit à un vaisseau unique. Dans ce secteur, où l'assise génératrice n'a pas fonctionné pour produire du bois secondaire, elle a produit du liber, mais en quantité plus de deux fois moindre que du côté opposé. Le liber et l'écorce ont ensemble une épaisseur égalant 30 divisions micrométriques. Les fibres ne sont pas représentées dans cette région de l'écorce, elle-même modifiée (ses éléments ont une taille environ deux fois moindre que du côté opposé). Le rhizome présente les caractères normaux de son espèce, exception faite de la dissymétrie. La tige aérienne qui a pris naissance sur ce rhizome a des tissus normalement évolués dans tous les secteurs et qui possèdent dans l'ensemble la symétrie par rapport à un axe.

IV. *Helianthemum vulgare* Gærtn. (Forêt de Fontainebleau, juin 1911. Diamètre : 4^{mm},5).

La moelle est rejetée latéralement et les formations li-

gneuses sont plus de deux fois plus développées d'un côté que de l'autre (100 divisions micrométriques au lieu de 42). Pour l'ensemble du liber et de l'écorce, la dissymétrie se produit dans le même sens, mais elle est moins accusée (39 divisions micrométriques au lieu de 34).

V. *Galium mollugo* L. (Forêt de Fontainebleau, juin 1911. Diamètre : 4 millimètres).

Au centre, il y a un peu de moelle lignifiée. Les formations du bois sont très fortement dissymétriques : elles correspondent à 100 divisions micrométriques d'un côté contre 83 du côté opposé ; le liber et l'écorce présentent une légère dissymétrie ; le liège est abondamment développé sur tout le pourtour du rhizome. Ces caractères, excepté la réduction des tissus existant dans le secteur situé au contact d'une pierre, sont les caractères normaux de l'espèce.

VI. *Mercurialis perennis* L. (Entassement de rochers, forêt de Fontainebleau, juin 1911. Diamètre : 3 millimètres).

Il n'y a pas de formations subéro-phellodermiques (caractère normal). L'épiderme entoure l'écorce irrégulièrement développée : les cellules de ces tissus sont plus petites du côté où les éléments conducteurs sont moins abondants. Le bois a 19 assises d'une part et 14 de l'autre, reliées par du parenchyme lignifié. Le rhizome de *Mercurialis perennis* a été étudié par Costantin (1), qui dit, en parlant des faisceaux libéro-ligneux de cette espèce : « En quelques points seulement le parenchyme qui existe entre eux commence à se lignifier. » Or, dans l'échantillon décrit ici (qui est jeune d'après ses caractères anatomiques, mais qui a été recueilli sous une pierre), en plus de la dissymétrie signalée, il y a un anneau complet de bois. Ce fait est à rapprocher des faits expérimentaux qui seront décrits plus loin et qui montrent une lignification précoce des tissus dans des échantillons maintenus entre deux plaques ou dans des tubes en verre.

(1) COSTANTIN, Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, t. XVI, p. 107, 1883).

VII. *Veronica spicata* L. (entre deux plaques schisteuses. Diamètre : 2^{mm},5).

L'ensemble des tissus présente une symétrie par rapport à un plan. Les tissus libéro-ligneux forment un anneau elliptique. Le bois montre 16 épaisseurs de cellules suivant le petit axe de l'ellipse et 20 épaisseurs suivant le grand axe, avec des vaisseaux à lumière double des précédents. De même, le liber a 6 épaisseurs et l'aspect de liber écrasé dans la première région, tandis qu'il présente un aspect normal et 10 épaisseurs de cellules dans la deuxième. L'endoderme est bien développé partout. L'écorce a 7 épaisseurs de cellules suivant le petit axe ; elle en a 9 à 10 suivant le grand axe de l'ellipse.

L'écorce est limitée par un épiderme sous lequel on observe du liège (5 à 7 assises). La dissymétrie, ainsi que la réduction de taille de certains éléments mises à part, les caractères sont normaux.

CHAPITRE II

DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

Les rhizomes dissymétriques que nous avons récoltés poussaient dans des pierriers, le plus souvent entre deux plaques schisteuses. Nous nous sommes proposé de reproduire ces dissymétries expérimentalement sur la racine et sur la tige de plantes annuelles en les plaçant, dès le début de leur croissance, entre deux plaques rigides réalisant des conditions analogues à celles rencontrées dans la nature. Nous avons également adopté un dispositif dans lequel la racine ou la tige sont emprisonnées dans un espace limité, de forme cylindrique et de faible diamètre.

Ces dispositifs agissent sur le végétal, non par une compression directe, — nous ne pouvions soumettre l'organe jeune à une pression véritable, au début de l'expérience, car elle se fût tout aussitôt terminée par un écrasement, — mais par une compression presque biologique, par une sorte de contrepression qui s'établit par suite de l'accroissement en épaisseur de l'organe en expérience. Cette contrepression n'est nullement négligeable, puisque la plante peut déformer sa prison (tube en zinc) ou faire sauter les fils de laiton entourant les plaques qui l'emprisonnent (fait qui s'est produit bien souvent). C'est donc simplement la résistance de plus en plus forte apportée au développement en épaisseur de la plante par un obstacle rigide que nous utilisons. Il était essentiel, en effet, d'éviter soigneusement toute cause de traumatisme grave, au départ de l'expérience, qui aurait pu en fausser les résultats.

Nous avons mis en expérience des plantes de familles très diverses et choisies pour la variété de leurs caractéristiques anatomiques ou biologiques : Solanées (*liber interne*) ; Com-

posées (canaux sécréteurs : *Helianthus*) ; Polygonées, Légumineuses (plantes à fibres) ; de plus, certains *Polygonum* ont été choisis à cause de leur péricycle sclérifié bien différencié, et d'autres parce qu'ils montrent dans leur tige une écorce collenchymateuse ; Nyctaginées (faisceaux libéro-ligneux surnuméraires dans la tige : *Mirabilis Jalapa*).

Nous avons expérimenté aussi sur des plantes à racines pivotantes (*Raphanus*) ; à racines fasciculées ordinaires (*Polygonum*) ou présentant des nodosités (Légumineuses : *Soja*, *Lathyrus*) ; à tiges épaisses, charnues, riches en eau (*Impatiens*) ou bien dures et ligneuses (*Helianthus*) ; enfin, sur d'autres grêles comme celle de *Polygonum*.

Les plantes soumises à l'expérience ont été obtenues à partir de la graine. Les graines choisies, pour chaque espèce, aussi semblables que possible comme poids et comme volume, sont mises à germer dans des terrines, sur du terreau humide. Les jeunes germinations, recueillies au bout de quelques jours, sont divisées en plusieurs lots répartis entre les différents dispositifs que nous allons indiquer, et d'autres lots sont conservés pour être cultivés concurremment comme témoins. La durée des expériences n'est autre que la durée normale de développement de la plante : avec les espèces utilisées, il faut compter cinq à six mois (mars-avril à juillet-août, en général).

I. *Essais préliminaires*. — Dans nos essais préliminaires, l'action mécanique bilatérale était produite par deux plans de nature différente. On emploie pour cela deux terres de consistance nettement opposée (argile et terreau léger). Dans une caisse, on dispose d'abord de l'argile bien tassée qui occupe toute la hauteur de la caisse, mais seulement la moitié de sa largeur. A l'aide d'une pelle plate, on rend la surface de séparation aussi plane que possible, et on comble l'espace resté libre à l'aide d'un terreau très léger. Les graines qu'on veut faire germer sont disposées le long de la surface de séparation des deux terres, et on laisse la plante arriver au terme de sa croissance. Ce dispositif, réservé à l'étude des racines, permet la mise en place définitive de la plante (sous forme de graine) dès le début de l'expérience.

Malgré l'avantage de cette méthode, nous avons dû l'abandonner, parce que sa réussite est trop aléatoire. Parfois une racine s'est développée de telle sorte que l'une des moitiés du cylindre situé au contact de l'argile présente une structure différente de celle du demi-cylindre opposé resté au contact du terreau (expérience faite sur du Maïs); mais la racine, en

poussant, émigre trop souvent dans le terreau, et le pourcentage d'expériences probantes réalisées à l'aide de ce procédé est trop peu élevé pour que nous l'ayons employé plus longtemps.

Dès lors, nous avons utilisé deux plans de même nature.

II. *Plaques en verre*. — A cet effet, nous prenons deux plaques carrées, en verre (de 2^{cm},5 de côté et de 0^{cm},5 d'épaisseur), qui sont placées parallèlement, de part et d'autre de l'organe soumis à l'expérience. L'écart des plaques correspond au diamètre de l'organe emprisonné (en général 1 à 2 millimètres), qui, par conséquent, ne subit aucune déformation. Les plaques sont maintenues dans leur position par un fil de laiton (d'un demi-millimètre de diamètre) enroulé un certain nombre de fois autour d'elles, perpendiculairement à l'axe de la plante. Cette opération terminée, il faut, bien entendu, remettre immédiatement la germination en place, dans la terre du pot de fleur où se fait l'expérience.

Ce dispositif est utilisé pour l'étude de la racine et de la tige.

Pour faire l'expérience sur une racine (fig. 3, racine de *Raphanus niger*), on attend que son diamètre atteigne 1 à 2 millimètres. On lave la germination à l'eau pour débarrasser la racine du terreau qui adhère à sa surface. L'extrémité infé-



Fig. 3. — Emprisonnement d'une racine entre deux plaques vues de profil (fin) de l'expérience) (*Raphanus niger*).

rieure de la racine emprisonnée entre deux plaques doit les dépasser de quelques millimètres vers le bas pour qu'elle puise sa nourriture dans le sol. La terre, dans laquelle on place la plante, tassée au-



Fig. 4. — Emprisonnement d'une tige entre deux plaques vues de face (la diminution de volume de la tige n'est visible dans le dispositif, que de profil) (fin de l'expérience) (*Solanum nigrum*).



Fig. 5. — Emprisonnement d'une tige entre deux plaques (dispositif de l'expérience) (*Impatiens parviflora*).

tour des plaques de verre, maintient le tout en équilibre.

L'expérience faite sur une tige (fig. 4, tige de *Solanum nigrum*) réclame quelques précautions supplémentaires. On place la germination aussi jeune que possible entre les plaques de verre en emprisonnant le sommet de l'axe hypocotylé et les cotylédons. Il faut, à l'extérieur de chaque plaque, placer

un support (baguette en bois). Ces deux baguettes, fortement liées ensemble et assez longues pour s'enfoncer profondément dans la terre, sont indispensables pour maintenir le dispositif vertical pendant la croissance (fig. 5, *Impatiens parviflora*).

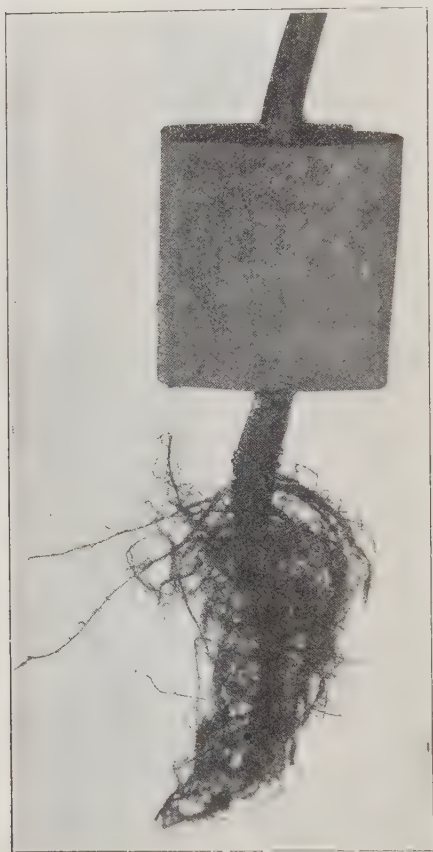


Fig. 6. — Emprisonnement d'une tige dans un tube de section elliptique (fin de l'expérience) (*Helianthus annuus*).



Fig. 7. — Emprisonnement d'une racine tubérisée dans un tube (fin de l'expérience) (*Raphanus sativus*).

D'autres séries d'expériences faites sur des tiges ont eu pour but, au contraire, de maintenir la tige horizontale. Deux dispositifs ont été adoptés à cet effet : 1^o la tige, placée horizontalement, passe entre deux plaques de verre reposant sur leur tranche ; 2^o les plaques sont placées horizontalement, l'une d'elles reposant sur le sol : dans ce cas, la tige supporte le poids de la plaque supérieure.

III. *Tubes elliptiques en zinc.* — Un second appareil (fig. 6, tige d'*Helianthus annuus*), apte à produire une action mécanique bilatérale, se compose simplement d'un tube fortement aplati.

Ce tube, formé d'une lame de zinc soudée sur elle-même, a 5 centimètres de hauteur ; sa section est elliptique, et les axes de l'ellipse ont respectivement 5 centimètres et 0^{cm},5.

Ces tubes, à section elliptique, que nous appellerons par abréviation « tubes elliptiques », ont été utilisés pour exercer une action mécanique sur une racine, une tige ou un rhizome en voie de croissance. Dans l'expérience sur la racine ou le rhizome, le tube est maintenu en place par la terre qui l'entoure de toutes parts ; dans celle sur la tige, c'est la base de la tige qui est emprisonnée, et le tube est fixé sur la terre, l'une de ses sections y étant fortement appliquée. La germination traverse le tube suivant sa hauteur, de façon à ce que l'extrémité de la racine plonge dans la terre.

Le choix de cette méthode nous a paru intéressant pour l'étude de plantes robustes devenant rapidement épaisses (*Helianthus*) et aussi parce qu'il pouvait y avoir intérêt à réaliser un milieu opaque.

Les « tubes elliptiques » ont été légèrement modifiés en vue des expériences sur les rhizomes, à cause de la nature grêle du rhizome utilisé (ils ne présentent que 2 à 3 millimètres d'ouverture suivant le petit axe de l'ellipse). Les



Fig. 8. — Emprisonnement d'une racine pivotante dans un tube (fin de l'expérience) (*Raphanus raphanistrum*).

expériences ont porté sur le rhizome du Muguet (*Convallaria maialis*), dont l'extrémité en voie de croissance est dirigée dans le tube qu'elle traverse dans toute sa longueur. Cette expérience est forcément d'assez longue durée, puisqu'il

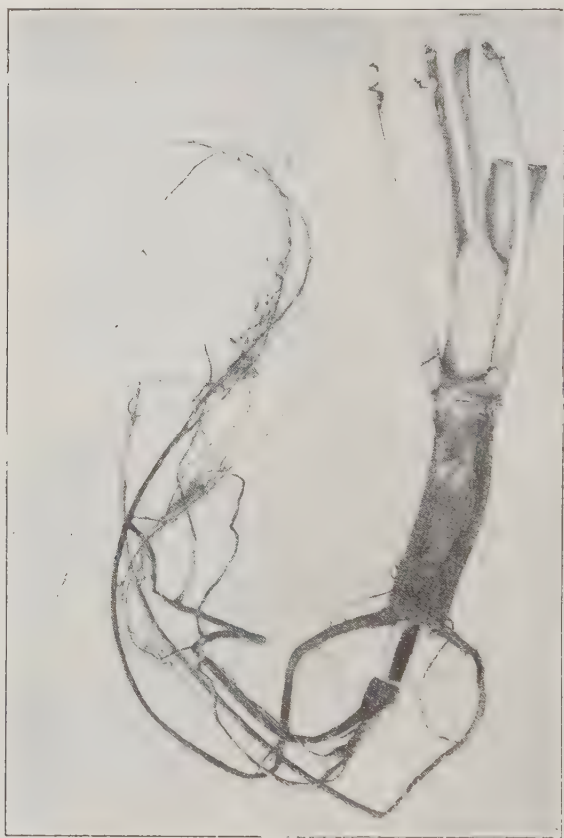


Fig. 9. — Emprisonnement d'une racine dans un tube (départ de radicules au-dessus du tube) (*Raphanus sativus*).

faut attendre, pour obtenir un résultat, que le rhizome se soit épaissi.

IV. *Tubes cylindriques en verre.* — Parallèlement à nos expériences d'action mécanique bilatérale, nous avons réalisé des expériences d'action mécanique uniformément répartie tout autour de l'organe emprisonné. Pour cela, nous utilisons des tubes cylindriques en verre de 1 centimètre de longueur et

de diamètre intérieur de 1, 2, 3 ou 4 millimètres. Exceptionnellement, ces tubes ont plusieurs centimètres de longueur (environ 5 centimètres) et les mêmes diamètres.

La racine de la jeune plante, comme dans les expériences

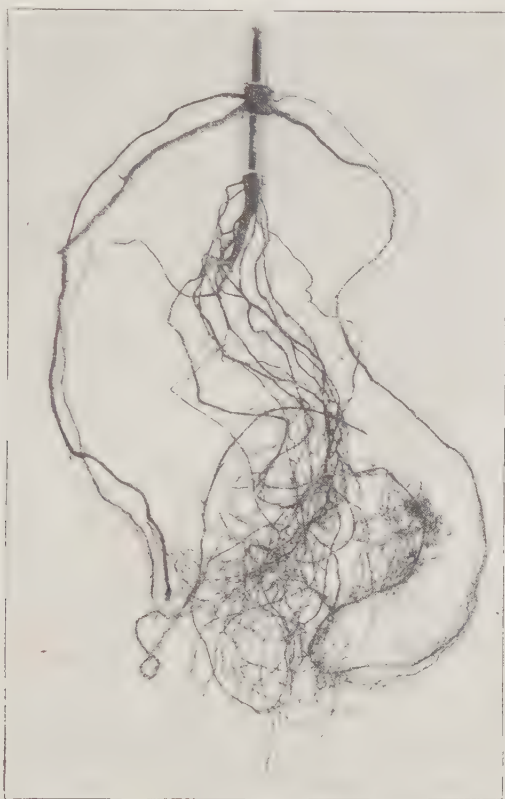


Fig. 10. — Emprisonnement d'une racine dans deux tubes séparés par un petit intervalle (*Soja hispida*).

précédentes, est lavée à l'eau pour être débarrassée de la terre dans laquelle elle a germé, puis elle est introduite dans un tube de diamètre à peine supérieur au sien. L'emprisonnement porte tantôt sur la partie terminale, tantôt sur la partie supérieure de la racine voisine du collet (fig. 7, 8 et 9, *Raphanus*). On fait en sorte que son sommet fasse saillie à l'extrémité inférieure du tube et arrive au contact de la terre pour y absorber sa nourriture. Les germinations de l'âge des

échantillons considérés étant très petites et fragiles, à chaque mise en train d'expériences, le déchet est assez élevé.

Dans une autre série d'expériences, la racine est emprisonnée dans deux tubes superposés, séparés par un petit intervalle (fig. 10, *Soja hispida*).

Une remarque intéressante est à faire ici : la moindre parcelle de terre qui reste interposée entre le tube et la plante pendant que celle-ci se développe provoque une dissymétrie de structure dont il sera question dans nos résultats anatomiques. Une autre circonstance conduit au même résultat : parfois, pour que la jeune racine traverse le tube, on lui imprime un mouvement de vrille, et ce mouvement, si léger soit-il, produit, lui aussi, une dissymétrie.

Les expériences, relativement faciles à réaliser sur des racines, sont plus délicates à exécuter sur des tiges. Pour mettre la tige en place dans le tube, il y a des difficultés provenant souvent des irrégularités existant au niveau du collet et de la présence des cotylédons. Très fréquemment, il a été nécessaire de faire l'ablation des cotylédons, ce qui met la plante dans des conditions peu favorables à une expérience. Aussi le déchet est-il encore plus important pour les tiges que pour les racines. L'emprisonnement se faisant toujours sur une germination très jeune, c'est la partie inférieure de la tige qui est placée dans le tube (fig. 11, *Fagopyrum esculentum*).

Quel que soit le dispositif employé, il est naturellement impossible d'éliminer l'action accessoire de protection du revêtement qui s'adjoint à l'action mécanique et dont il sera question plus loin, à propos de certains caractères anatomiques. En ce qui concerne les racines, il est assez curieux de remarquer que l'emprisonnement dans un tube, dont le but est d'augmenter la pression radiale, provoque au contraire, au début de l'expérience, une diminution de pression, en soustrayant momentanément la racine à l'action mécanique normale du sol. D'ailleurs, l'accroissement en épaisseur de la racine dû au fonctionnement des assises génératrices modifie assez rapidement cet état de choses.

La substance même des appareils d'expérience devait nécessairement répondre aux conditions suivantes : il fallait

qu'elle fût rigide et indéformable ; il fallait que la surface de contact fût complètement lisse et polie, — qu'il ne pût y avoir aucune réaction de nature chimique entre la plante et la surface de contact, — qu'elle pût enfin supporter, sans s'altérer ou se modifier, un séjour de plusieurs mois au contact de la plante, dans le sol ou dans l'air. Il était essentiel également qu'on pût, le moment venu, la séparer sans dommage de l'organe développé en expérience : ces conditions sont réalisées par le verre ou (peut-être moins nettement) par un métal poli.

Le zinc, tout en nous rendant quelques services, est d'une utilisation imparfaite, car il est quelquefois déformé par la croissance de la plante, et sa surface devient rugueuse à la longue.

A tous égards, le verre répondait mieux que toute autre substance aux qualités requises. D'un emploi propre et facile, il présente de plus l'avantage, par sa transparence, de laisser suivre les opérations et, par sa facilité à se briser, il peut être séparé sans dommage pour elle, l'expérience terminée, de la plante qu'il emprisonne. Une réserve est à faire à ce sujet pour les tubes dont l'épaisseur de verre dépasse un demi-millimètre ; ils sont alors très difficiles à briser sans blesser la plante.

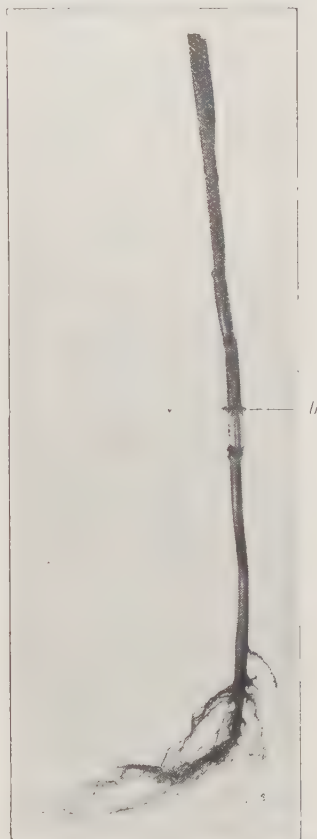


Fig. 11. — Emprisonnement d'une tige dans un tube cylindrique (au-dessus du tube : b, bouchon) (fin de l'expérience) (*Fagopyrum esculentum*).

Les expérimentateurs, dont j'ai signalé les travaux dans mon introduction, ont employé un matériel différent adapté aux végétaux qu'ils étudient.

De Vries, pour augmenter artificiellement la pression du liber sur le cambium, enveloppe une jeune branche sur une longueur de 2 à 3 centimètres d'un cordon roulé en hélice dont les spires se touchent aussi exactement que possible. Il utilise, en général, pour ses expériences, des branches d'arbres âgées de deux à six ans, et, de préférence, verticales, attendu, dit-il, que, dans les branches horizontales, l'accroissement en épaisseur est généralement beaucoup plus faible, de sorte que l'action de la ligature n'y commencerait que très tard, ou même ne se ferait pas sentir du tout, dans le courant de l'année. La durée de ses expériences varie de deux à sept mois.

Jaccard, assez récemment, en expérimentant aussi sur des organes adultes, entoure d'un fort bandage d'étoffe la tige ou les branches d'arbres qu'il comprime; il fait agir son dispositif souvent pendant plusieurs années.

Ces auteurs n'ont mis en expérience que des plantes pluri-annuelles (branches d'arbres), au cours de la phase adulte de leur développement. La mise en train de l'expérience était, dès l'origine, une cause de traumatisme pour les tissus existants. De Vries signale, à ce sujet, le glissement tangentiel du liber occasionné par l'effort exercé en enroulant le cordon autour de la branche. Aussi, leurs résultats ne peuvent-ils être comparés qu'avec des réserves à ceux que j'ai obtenus sur des plantes annuelles emprisonnées dès le début de leur germination, sans aucune cause de traumatisme. Il faut signaler cependant, que les résultats concordent dans leurs grandes lignes.

Grabert, pour les tiges de végétaux à croissance rapide qu'il met en expérience, utilise un enveloppement de plâtre paraffiné. Il prépare un moule légèrement plus grand que la tige et formé de deux parties qui s'appliquent l'une contre l'autre et qui entourent complètement la tige. Pour rendre ce plâtre étanche, il enduit sa surface d'une solution légère de paraffine dans du xylol. Si j'insiste sur le matériel employé par Grabert, c'est parce que ce dernier obtient des déformations anatomiques (allongement radial des cellules de la région périphérique, du collenchyme, en particulier) qui n'existent pas, chez les mêmes espèces, quand on emploie le

verre. J'ai pu le constater d'une façon certaine, le hasard, — ce dieu des expérimentateurs, — m'ayant amenée à me servir aussi de la tige d'*Helianthus annuus*, alors que les expériences de Grabert étaient inédites. Il y a concordance, en général, entre nos résultats, mais l'altération des tissus périphériques qu'il signale ne me paraît pas explicable par une action mécanique, et ces modifications sont dues sans doute à un autre excitant (probablement chimique).

CHAPITRE III

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX (MORPHOLOGIE)

Les racines et les tiges que nous avons soumises, dans leur développement, à l'action mécanique de l'un des dispositifs précédemment décrits, présentent des déformations importantes. Quel que soit le mode d'application de l'action mécanique (par deux plans opposés ou dans un cylindre) et quelles que soient les espèces végétales utilisées, l'organe emprisonné s'est montré également plastique, c'est-à-dire qu'il a toujours pris la forme du moule qui lui était imposé. La racine ou la tige dégagée du tube (racines, fig. 12, 13, 14 ; tiges, fig. 15 et 16) ou des plaques (racines, fig. 17 et 18 ; tige, fig. 19) qui les emprisonnaient, montrent, dans la zone libérée, un étranglement qui est d'ailleurs strictement localisé à cette région et qui cesse brusquement au-dessus et au-dessous. Cet étranglement, sorte d'isthme qui relie deux portions normales de l'organe, a une forme aplatie, lamellaire, dans le cas d'une action mécanique bilatérale et, au contraire, une forme cylindrique dans le cas de l'emprisonnement dans un cylindre. Il est si étroit par



Fig. 12. -- Racine de *Raphanus sativus*.

rapport aux dimensions normales voisines qu'on est frappé de voir qu'une racine ou une tige réduites à un volume aussi minime soient capables néanmoins d'assurer le passage des substances nutritives indispensables à la vie de la plante et, cependant, toutes les plantes développées

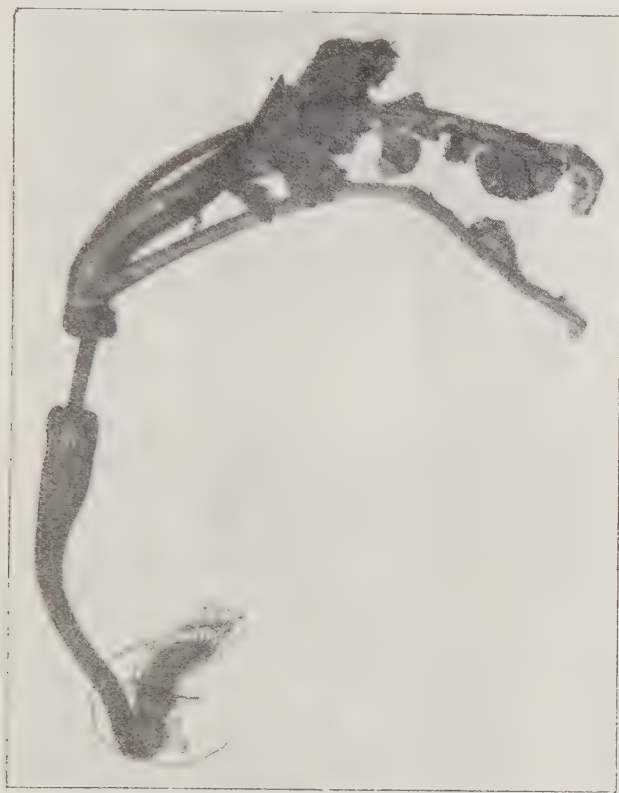


Fig. 13. — Racine de *Raphanus raphanistrum*.

dans ces conditions ont, dans l'ensemble, évolué comme les témoins, arrivant non seulement à végéter, mais à produire fleurs et fruits. Leur port ne permet pas de les distinguer des témoins avec lesquels elles se confondent, comme taille et comme aspect d'ensemble. La durée du développement est la même, et la fructification, comme la floraison, s'est produite simultanément et aussi parfaitement, chez les unes et chez les autres.

Un fait aussi frappant que les altérations de forme, dans les organes soumis à un emprisonnement, est le changement de teinte de la partie emprisonnée (et rien que de cette partie), qui présente, en général, une pigmentation très atténuée. Pour les tiges, c'est principalement une déficience de chloro-

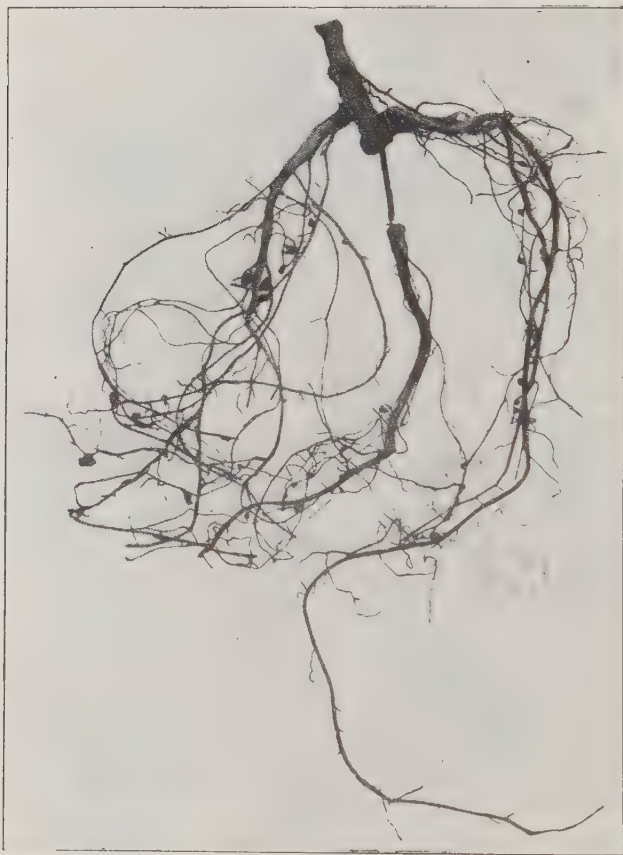


Fig. 14. — Racine de *Lathyrus Aphaca*.

phylle qui produit ce phénomène, comme on le verra plus loin. Ainsi, une tige d'*Helianthus annuus* développée dans un tube de verre (1), montre une teinte jaune verdâtre pâle n'ayant aucun rapport avec celle des portions voisines normales de la tige, d'un brun vert foncé. Chez les racines,

(1) Nous nous proposons de refaire ces expériences dans des tubes de silice fondue transparents aux radiations ultra violettes.

dans certains cas, on peut l'attribuer à la conservation des tissus jeunes périphériques, mais c'est surtout le très faible développement du liège et l'absence de subérine qu'il faut incriminer : une racine de *Raphanus sativus* à écorce noire, chez les témoins et dans ses portions libres, a une teinte gris clair dans le tube ou au contact des plaques de verre.

RACINES. — L'emprisonnement est toujours pratiqué sur la racine principale, que celle-ci soit pivotante ou fasciculée. Les modifications locales sont analogues dans les deux cas, mais on conçoit immédiatement que l'expérience est plus décisive et plus intéressante sur une racine pivotante que sur une racine fasciculée. Dans cette dernière, en effet, au bout d'un temps très court de végétation, des radicules dont chacune est comparable comme importance à la racine principale se sont développées et jouent un rôle de remplacement (1) (fig. 14); la partie emprisonnée n'assure donc qu'une faible fraction des fonctions générales de la racine. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant de voir la plante végéter comme une des plantes témoins.

Au contraire, quand on s'adresse à une racine pivotante, il est clair que sa portion déformée doit assurer le passage de la totalité de la sève brute pour que la plante puisse vivre. Le fait que la plante arrive à maturité prouve que ce transport a lieu normalement. L'examen de racine tubérisées (*Raphanus sativus*) nous montre, de plus, que la sève élaborée circule librement



Fig. 15. — *Helianthus annuus* (tige). — r. ad., racines adventives développées sur le bourrelet.

(1) BOIRIVANT, Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8^e série, t. VI, 1897, p. 309 à 400).

elle aussi, puisque, même au-dessous de l'emprisonnement, il y a tubérisation, comme dans les échantillons témoins, et dans les mêmes proportions (fig. 12, 17 et 18).

Quel est le seuil du phénomène, c'est-à-dire le diamètre minimum d'étranglement compatible avec le développement

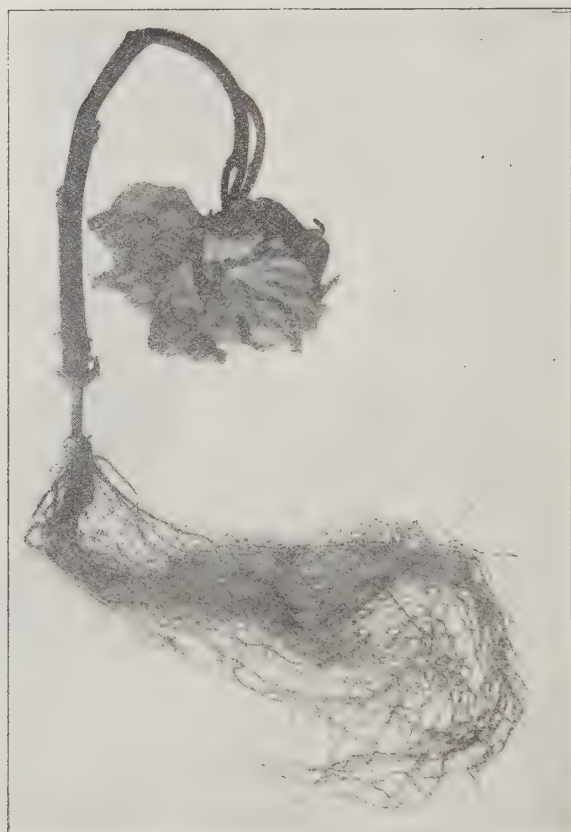


Fig. 16. — *Solanum nigrum* (tige).

de la plante? Sur cette mesure difficile, nos expériences donnent de précieuses indications. Pratiquement, on peut dire qu'il est déterminé par nos expériences quand il s'agit de racines comme celles de *Raphanus* emprisonnées dans des tubes d'un millimètre, car, dans ce cas, les vaisseaux sont déformés et les racines semblent être à la limite des conditions biologiques indispensables à la vie du végétal.

L'action mécanique ne provoque pas de divisions anormales : la racine pivotante reste formée d'un unique pivot. Dans certains cas, cependant, des radicelles se montrent immédiatement au-dessus du tube (fig. 9), mais il est impossible de dire si leur formation est une conséquence de l'action mécanique ou si elle est due au même traumatisme que celui qui provoque, à la suite du repiquage, des bifurcations ou des divisions à l'extrémité de la racine [fait bien connu des jardiniers, à imputer au traumatisme que nous avons relevé maintes fois et qui s'est produit, en particulier, sur la racine en question (fig. 9) (1)].

Dans les racines fasciculées emprisonnées entre des plaques rigides, toutes les radicelles partent latéralement, et il ne s'en forme pas au contact des plaques, tandis que l'échantillon témoin en présente tout autour de sa racine principale. De même, il ne se différencie jamais de radicelles au niveau de l'emprisonnement, lorsque celui-ci est fait dans un tube cylindrique. Quand il est fait successivement dans deux tubes, séparés par un léger intervalle, on remarque toujours, entre les deux tubes, un important départ de radicelles, et la racine présente dans cette région un épaississement qui dépasse le diamètre normal (fig. 10).

L'action mécanique appliquée à la partie supérieure de la racine entraîne parfois la formation d'un rameau feuillé qui prend naissance exactement à la partie inférieure du tube.

Les racines des Légumineuses n'ont pas de nodosités au



Fig. 17. — Racine de *Raphanus sativus*.

(1) LEDOUX, Sur les variations morphologiques et anatomiques de quelques racines consécutives aux lésions mécaniques (*Revue générale de botanique*, 1909, t. XXI, p. 225 à 240).

contact de l'obstacle qui les emprisonne, mais, en dehors de cette zone, les nodosités sont uniformément développées, à l'égal de celles des témoins. Les Bactéries constituant un remarquable réactif biologique, il était intéressant de chercher à déceler, par leur fixation en certains points de la racine extérieurs à l'emprisonnement, des différences trophiques dues à l'action mécanique; mais rien de semblable n'a pu être mis en évidence.



Fig. 18. — Racine
de *Raphanus sativus*.

Chez certaines espèces (*Impatiens*), la partie de la racine située au-dessous du tube a tendance, au lieu de suivre la verticale, à devenir sinueuse et à remonter le long du tube, en s'infléchissant de telle sorte que sa partie terminale ne soit plus dans l'axe de la portion emprisonnée. C'est là un phénomène à rapprocher de ceux étudiés par ZÆPFEL (1) et qui prouve que l'emprisonnement est une cause de modification d'équilibre osmotique et de turgescence.

TIGES. — Dans les tiges mises en expérience, on note, d'une manière générale, la formation d'un bourrelet (fig. 11, 15, 16 et 19) au-dessus de l'étranglement.

Cet épaississement, situé immédiatement au-dessus de l'obstacle, se dessine nettement, mais il ne dépasse le diamètre normal de la tige dans cette région que de quelques millimètres au plus. Il peut aussi ne pas dépasser sensiblement, en apparence, ce diamètre, mais ce n'est qu'une apparence: il existe néanmoins et forme alors un bourrelet retombant

(1) ZÆPFEL, Contribution à l'étude du géotropisme (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 10^e série, t. V, 1923).

autour du tube (fig. 15). L'aspect est le même que celui qui résulterait d'une décortication annulaire pratiquée au niveau de la zone emprisonnée. Il y aurait donc accumulation de sève élaborée au-dessus de l'obstacle.

Certaines plantes (*Helianthus annuus*, *Impatiens parviflora*) montrent des racines adventives au-dessus de l'emprisonnement lorsque celui-ci a lieu dans un tube, ou au niveau de l'emprisonnement et dans les parties libres, pour les échantillons soumis à une action mécanique bilatérale. Ces racines ne font saillie que de 1 ou 2 millimètres à la surface de la tige (*Helianthus*, fig. 15), ou bien elles peuvent atteindre 1 centimètre (*Impatiens*). Leur formation dépend de l'intensité de l'action mécanique, car certains échantillons, moins fortement comprimés, ne présentent pas de racines adventives. Dans ce cas, il n'y a pas non plus de bourrelet, si caractéristique des tiges emprisonnées. L'excitant qui détermine la différenciation de ces racines peut être cherché dans l'accumulation de sève élaborée au-dessus de l'emprisonnement, et il y a lieu d'établir un rapprochement entre la présence de ces racines et celle des radicelles existant au-dessus du tube dans la racine pivotante (p. 201), dans la mesure où le développement de ces radicelles est dû à l'action mécanique.

Ainsi qu'on vient de le voir, l'expérience nous met en possession d'un fait remarquable : elle nous fournit une relation entre l'apparition de racines adventives sur la tige et l'accumulation, dans cette région de la tige, d'une grande abondance

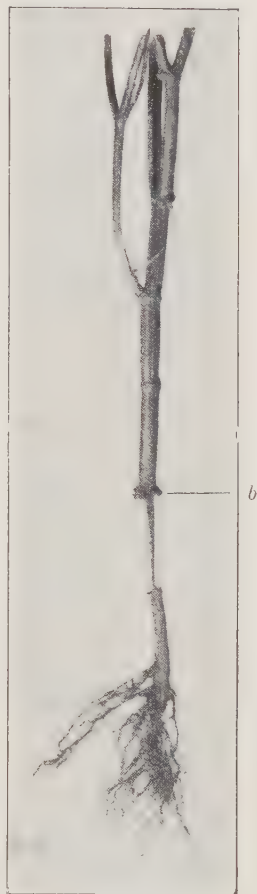


Fig. 19. — *Polygonum tataricum* (tige). — b, bourrelet formé au-dessus de l'emprisonnement.

de produits élaborés qui déterminent vraisemblablement une augmentation de la pression osmotique. Ce fait est à rapprocher de la formation des racines adventives au voisinage des nœuds dans les tiges rampantes ou les rhizomes des plantes normales et jette une clarté sur le mécanisme physiologique de ce phénomène encore mal connu.

L'action mécanique n'exerce aucune influence sur le mode de ramification de la tige. Elle ne modifie pas non plus l'enroulement des tiges volubiles (*Phaseolus*).

Les données numériques qui suivent fixent, concurremment avec les photographies, l'ordre de grandeur des résultats obtenus.

A. — TIGES EMPRISONNÉES DANS DES TUBES CYLINDRIQUES
(DE 1 CENTIMÈTRE DE LONGUEUR).

	Diamètre au-dessous du tube.	Diamètre dans le tube.	Diamètre au-dessus du tube.
<i>Helianthus annuus</i>	5 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	8 $\frac{m}{m}$ (bourrelet).
— —	7 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$ —
<i>Solanum nigrum</i>	4 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	4 $\frac{m}{m}$
<i>Polygonum tataricum</i>	4 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$ (bourrelet). 4,5 $\frac{m}{m}$ (au-dessus du bourrelet).

B. — RACINES EMPRISONNÉES DANS DES TUBES CYLINDRIQUES
(DE 1 CENTIMÈTRE DE LONGUEUR).

	Diamètre au-dessous de l'emprisonnement.	Épaisseur de la tige emprisonnée.	Largeur de la tige emprisonnée.	Diamètre au-dessus de l'emprisonnement.
<i>Raphanus sativus</i>	7 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$
— —	13 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$
— <i>niger</i>	19 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	25 $\frac{m}{m}$	25 $\frac{m}{m}$
<i>Solanum oleraceum</i>	10 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	20 $\frac{m}{m}$	20 $\frac{m}{m}$
<i>Lathyrus Nissolia</i>	4 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	5 $\frac{m}{m}$	5 $\frac{m}{m}$
<i>Lathyrus sativus</i>	5 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	6 $\frac{m}{m}$	6 $\frac{m}{m}$
<i>Helianthus annuus</i>	3 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$

C. — ACTION MÉCANIQUE BILATÉRALE SUR LES TIGES.

	Diamètre au-dessous de l'emprisonnement.	Épaisseur de la tige emprisonnée.	Largeur de la tige emprisonnée.	Diamètre au-dessus de l'emprisonnement.
<i>Helianthus annuus</i>	4 à 5 $\frac{m}{m}$	1 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$ (bourrelet).
<i>Phaseolus multiflorus</i> ...	4 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	4 $\frac{m}{m}$
<i>Solanum nigrum</i>	4 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	5 $\frac{m}{m}$
<i>Fagopyrum esculentum</i> .	5 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	4 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$ (bourrelet). 5 $\frac{m}{m}$ (au-dessus du bourrelet).
<i>Impatiens parviflora</i> ...	8 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$ (bourrelet).

D. — ACTION MÉCANIQUE BILATÉRALE SUR LES RACINES.

	Diamètre au-dessous de l'emprisonnement.	Épaisseur de la racine emprisonnée.	Largeur de la racine emprisonnée.	Diamètre au-dessus de l'emprisonnement.
<i>Raphanus sativus</i>	10 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$	9 $\frac{m}{m}$
	20 $\frac{m}{m}$ (à 2 $\frac{c}{m}$ plus bas)			
<i>Raphanus sativus</i>	15 $\frac{m}{m}$	1 à 2 $\frac{m}{m}$	11 $\frac{m}{m}$	12 $\frac{m}{m}$
<i>Solanum oleraceum</i>	18 $\frac{m}{m}$	15 $\frac{m}{m}$	32 $\frac{m}{m}$	35 $\frac{m}{m}$
<i>Lathyrus Nissolia</i>	2 $\frac{m}{m}$	1 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$
<i>Lathyrus Aphaca</i>	2 $\frac{m}{m}$	1 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$
<i>Helianthus annuus</i>	6 $\frac{m}{m}$	2 $\frac{m}{m}$	7 $\frac{m}{m}$	6 $\frac{m}{m}$
<i>Phaseolus multiflorus</i>	5 $\frac{m}{m}$	3 $\frac{m}{m}$	8 $\frac{m}{m}$	9 $\frac{m}{m}$
<i>Impatiens Roylei</i>	7 $\frac{m}{m}$	1 $\frac{m}{m}$	10 $\frac{m}{m}$	22 $\frac{m}{m}$

CHAPITRE IV

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX (ANATOMIE)

La plante emprisonnée ne présente pas, à une échelle réduite, la structure normale des portions libres ou de la plante témoin.

Les déformations très accentuées et localisées, obtenues à la suite d'un emprisonnement, laissaient prévoir d'importants changements anatomiques dans la partie comprimée.

Il se produit effectivement des altérations profondes dans les parties soumises directement à l'action mécanique, mais des réactions anatomiques non moins importantes ont pour siège le voisinage immédiat de l'emprisonnement (bourrelet de la tige, racines adventives) (fig. 20 et 21). Nous étudierons successivement les modifications de la partie emprisonnée et celles provoquées dans les régions voisines par l'emprisonnement. En dehors de ces zones, les caractères anatomiques normaux réapparaissent au-dessous et au-dessus de l'emprisonnement, et on les retrouve aussi, à peu près, aux extrémités du grand axe de la section, dans les végétaux aplatis soumis à une action mécanique bilatérale (fig. 30, 32, 33 et 36).

Les modifications les plus frappantes de la partie emprisonnée sont les suivantes :

1° Les éléments cellulaires, quelle que soit leur nature, de même que les éléments vasculaires, sont caractérisés par la réduction de leur taille. En général, la cellule a toutes ses dimensions diminuées environ de moitié ; dans certains cas, elle atteint son développement normal dans le sens longitudinal ; son volume devient donc à peu près égal au huitième ou au quart du volume normal, et, à partir de ce moment, elle ne se divise plus. Certaines inclusions (chloroleucites, grains d'amidon) présentent, comme

les cellules qui les contiennent, un diamètre très réduit (parfois elles deviennent presque pulvérulentes).

2° Le fonctionnement des assises génératrices est réduit, ces dernières produisant un nombre moindre d'assises cellulaires dans les points touchés par une action mécanique, ce qui entraîne naturellement une épaisseur moindre du tissu total. L'arrêt de fonctionnement de l'assise génératrice semble être en corrélation avec la taille réduite des cellules.

3° Le végétal emprisonné réagit par une lignification intense tant par le nombre d'éléments qui se lignifient que par l'épaisseur (à peu près double de la normale) de la membrane lignifiée (fig. 28). Cette lignification se produit particulièrement autour des vaisseaux du bois. Les vaisseaux commencent par s'entourer largement de tissu à membrane cellulosique très épaissie, qui, petit à petit, s'imprègne de lignine. Une espèce qui, normalement, a des vaisseaux ou des faisceaux isolés dans du parenchyme cellulosique, présente un anneau ligneux complet qui les réunit ou qui est à peine coupé par d'étroits et rares rayons médullaires (fig. 24 et 32). Ces modifications doivent jouer un rôle important dans la circulation de la sève brute.

La pratique agricole qui consiste à faire pousser, en terrain léger et meuble, les racines comestibles, trouve ici son explication, puisque l'emprisonnement qui réalise, au maximum, des conditions opposées, provoque une lignification intense et une diminution du volume de la racine.

Tels sont les caractères fondamentaux dus à l'emprisonnement ; ce sont les mêmes que ceux rencontrés dans les rhizomes des terrains pierreux, étudiés au chapitre I^{er}.

Ces caractères peuvent, d'autre part, être rapprochés de ceux observés par Gauchery (1) sur les plantes naines. Gauchery récolte des échantillons nains d'espèces qui, normalement, ont un port élevé et recherche les caractères liés à ce nanisme constitutionnel. Il signale : 1° une réduction nette des formations secondaires, allant parfois jusqu'à l'absence de différenciation de la zone génératrice intralibérienne ; 2° une réduction des éléments anatomiques, dans leurs di-

(1) P. GAUCHERY, Recherches sur le nanisme végétal (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8^e série, t. IX, 1899, p. 61 à 156).

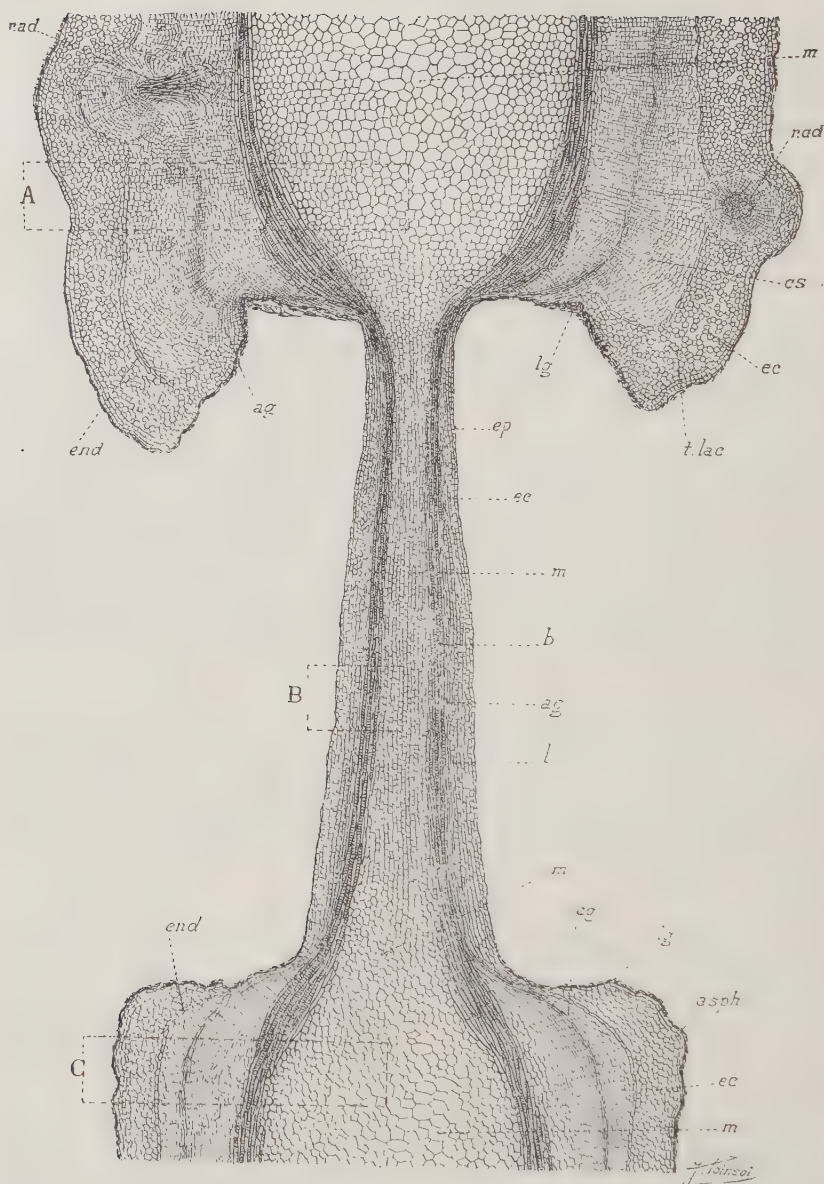


Fig. 20. — Tige d'*Helianthus annuus*. Coupe longitudinale passant par la région emprisonnée dans un tube et montrant l'aspect normal de la tige au-dessous de l'emprisonnement. Au-dessus de l'étranglement se montre le bourrelet, qui retombait autour du tube et sur laquelle sont différenciées des racines adventives (*r. ad*). L'extrémité supérieure de la figure montre de nouveau les caractères normaux de la tige. (Gr. : 8) — *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *t. lac*, tissu lacuneux ; *end*, endoderme ; *cs*, canal sécréteur ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *asph*, assise subérophellodermique ; *lg*, liège ; *r. ad*, racines adventives.

mensions; 3^o la sclérification anormale d'une grande partie des tissus. Il est intéressant de constater que ces caractères, liés au nanisme constitutionnel, dont on ignore l'origine, sont précisément les mêmes que ceux dus à une action mécanique de pression.

Mais, en plus des caractères fondamentaux qui viennent

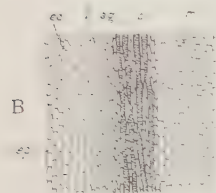
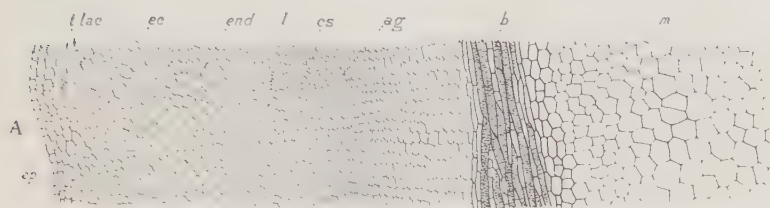
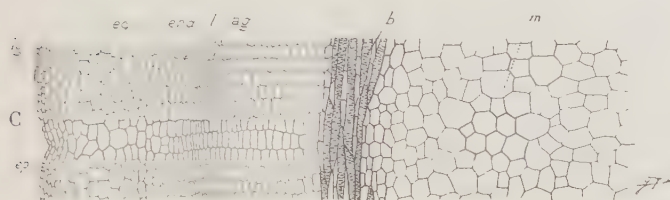


Fig. 20 bis. — Tige d'*Helianthus annuus*. Détail des trois secteurs A, B, C. (Gr.: 20.) — Ces coupes montrent les différences de structure des trois régions indiquées sur la figure 20. Dans le secteur B (région de la tige emprisonnée dans un tube), l'endoderme n'est pas différencié; les tissus sont très réduits, les dimensions des cellules de même. A remarquer la disposition régulière des cellules, leur arrangement en files, sans méat et sans tissu lacuneux. (Mêmes lettres que pour la figure 20.)



d'être signalés, il en existe d'autres qui présentent une grande importance :

1^o Dans l'ensemble, une réduction de tous les tissus : le liber ne subit pas de modifications importantes, mais il est réduit comme quantité, et parfois il a l'aspect de liber écrasé, particulièrement dans la tige; les vaisseaux du bois deviennent plus rares et peuvent être déformés. L'endoderme et le péri-cycle restent fréquemment indifférenciés : l'absence de radicles dans l'emprisonnement peut être considérée comme une conséquence de ce fait, puisque c'est dans la zone péricyclique

qu'elles prennent naissance généralement ; la moelle et les rayons médullaires sont très réduits ; le phelloderme et le liège de même, et, quand les cellules du liège sont différenciées, la formation de subérine est tardive et faible ; les canaux sécréteurs sont moins bien différenciés ou ne se différencient plus. Les fibres péricycliques et corticales sont moins nombreuses : dans l'emprisonnement bilatéral, elles affectent, de plus, des dispositions caractéristiques en longues plages étroites et à éléments régulièrement alignés aux extrémités du petit axe, tandis qu'elles forment des îlots arrondis, normaux, aux extrémités du grand axe (fig. 30 et 33).

2° Les lacunes, soit le tissu lacuneux de l'écorce de la tige, soit les méats existant normalement entre les cellules corticales ou médullaires, soit la lacune centrale de la moelle de certaines espèces, disparaissent totalement sous l'influence d'un emprisonnement (fig. 20, 20 *bis*, 27 et 28).

3° L'action mécanique bilatérale donne à la portion mise en expérience une forme d'organe aplati (dont la section est une ellipse) et dans lequel tous les tissus sont beaucoup plus abondants suivant le grand axe (fig. 29, 30, 32 et 33), et parfois plus abondants que normalement (fig. 30 et 32). Ce fait est à rapprocher de l'hyperplasie signalée par MOLLIARD (1).

Les caractères des tissus diffèrent totalement suivant que l'on considère la portion médiane ou les extrémités de la coupe.

A. Dans le secteur médian, on retrouve tous les caractères dus à l'emprisonnement, auxquels s'ajoutent certains caractères particuliers :

a. Une orientation anormale, suivant des lignes incurvées, des rayons médullaires et de l'ensemble des tissus ligneux. Ces modifications mettent en évidence une réaction nette des tissus vis-à-vis de l'action du dispositif d'emprisonnement.

b. Cette réaction est aussi marquée sur certaines tiges (Nyctaginées : *Mirabilis Jalapa*) par une disposition particulière (suivant une ellipse aplatie) de l'ensemble des faisceaux libéro-ligneux surnuméraires de la moelle (fig. 34) ; l'action mécanique se transmet donc jusqu'au centre du végétal. En ce qui concerne les faisceaux de la zone périmédullaire qui

(1) Cf. *loc. cit.*

sont détachés de l'anneau ligneux, une réserve est à faire, car les anomalies des Nyctaginées sont fréquentes (1), et l'on se trouve peut-être en présence d'une de ces anomalies.

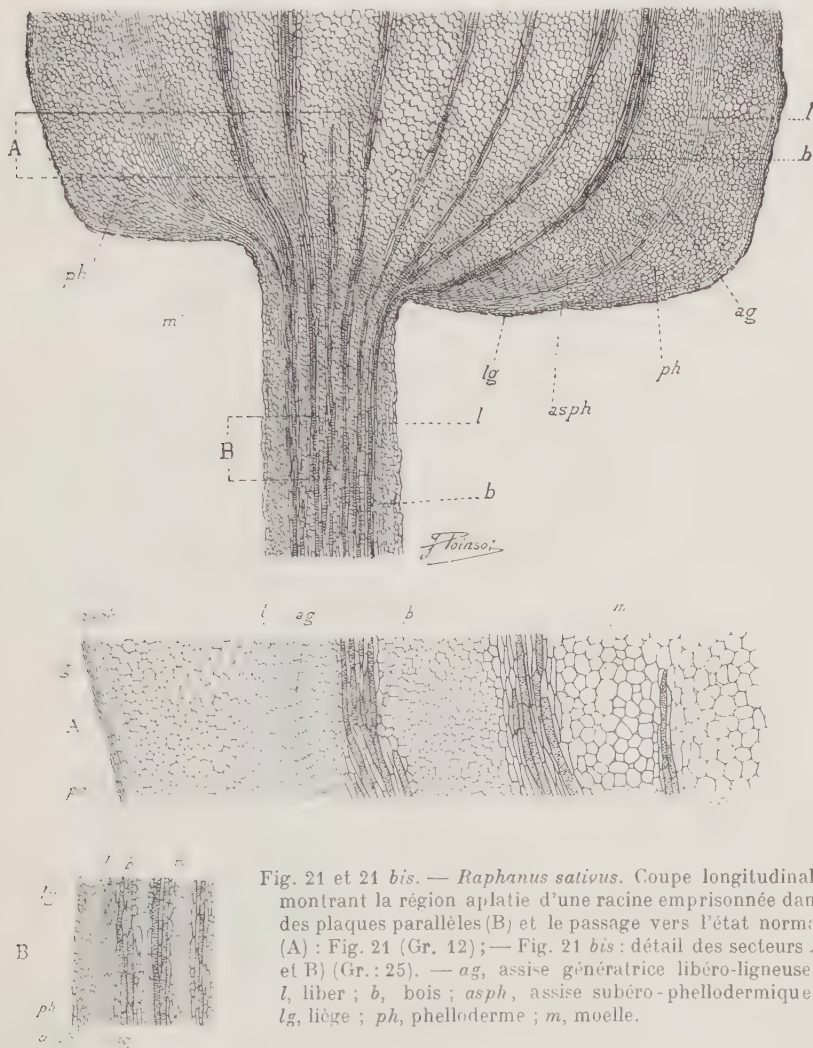


Fig. 21 et 21 bis. — *Raphanus sativus*. Coupe longitudinale montrant la région aplatie d'une racine emprisonnée dans des plaques parallèles (B) et le passage vers l'état normal (A) : Fig. 21 (Gr. 12); — Fig. 21 bis : détail des secteurs A et B (Gr. : 25). — ag, assise génératrice libéro-ligneuse ; l, liber ; b, bois ; asph, assise subéro-phellodermique ; lg, liège ; ph, phelloderme ; m, moelle.

B. Aux extrémités du grand axe, qui ne présentent pas les caractères généraux dus à la compression et dont la structure, très différente de celle du secteur médian, est

(1) DE BARY, *Vergleichende Anatomie des Vegetationsorgane den Phanerogamen und Farne* (Leipzig, 1877, p. 614).

presque normale, les rayons médullaires divergent à partir du foyer de l'ellipse (fig. 29, 30, 32 et 33).

4° Dans certains cas, l'assise subéro-phellodermique ne se différencie pas. Une coupe transversale de l'organe emprisonné dans des plaques montre, aux extrémités du petit axe, l'épiderme primaire normal, sans indication d'assise subéro-phellodermique, et, aux extrémités du grand axe, cette assise différenciée ayant produit du liège (fig. 30). Pour expliquer ce phénomène, il y a lieu de faire intervenir, au moins partiellement, le rôle de l'action accessoire de protection du dispositif.

RACINES. — Dans les racines emprisonnées dans un tube,

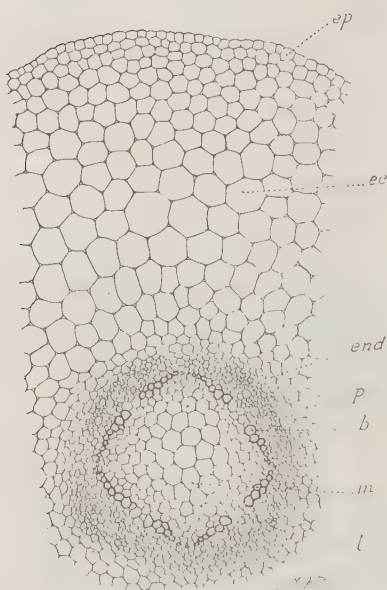


Fig. 22 A. — *Soja hispida*. Portion de la coupe transversale du jeune axe hypocotylé, au moment de son emprisonnement dans un tube cylindrique. (Gr.: 40.) — *ep*, épiderme; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *p*, péricycle; *b*, bois; *l*, liber; *m*, moelle.

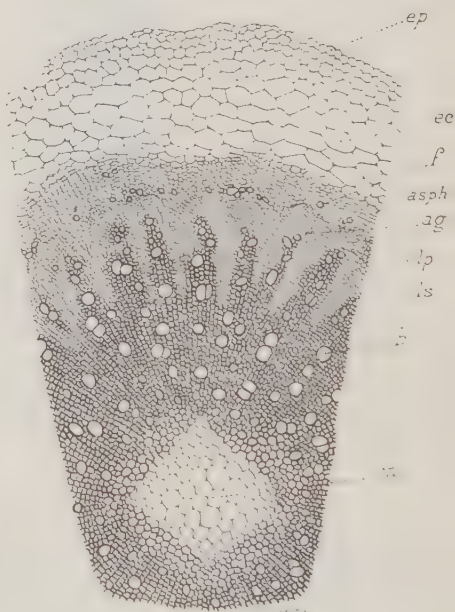


Fig. 22 B. — *Soja hispida*. Portion de la coupe transversale d'une racine provenant de l'axe hypocotylé emprisonné en A (fin de l'expérience). (Gr.: 40.) — *ep*, épiderme; *ec*, écorce; *f*, fibres; *asph*, assise subéro-phellodermique; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *b*, bois; *ls*, liber secondaire; *lp*, liber primaire; *m*, moelle.

on note souvent une conservation de l'écorce primaire avec son épiderme, différant peu de ce qu'ils étaient dans l'axe

hypocotylé, au début de l'expérience (fig. 22 B et 24). Ce phé-

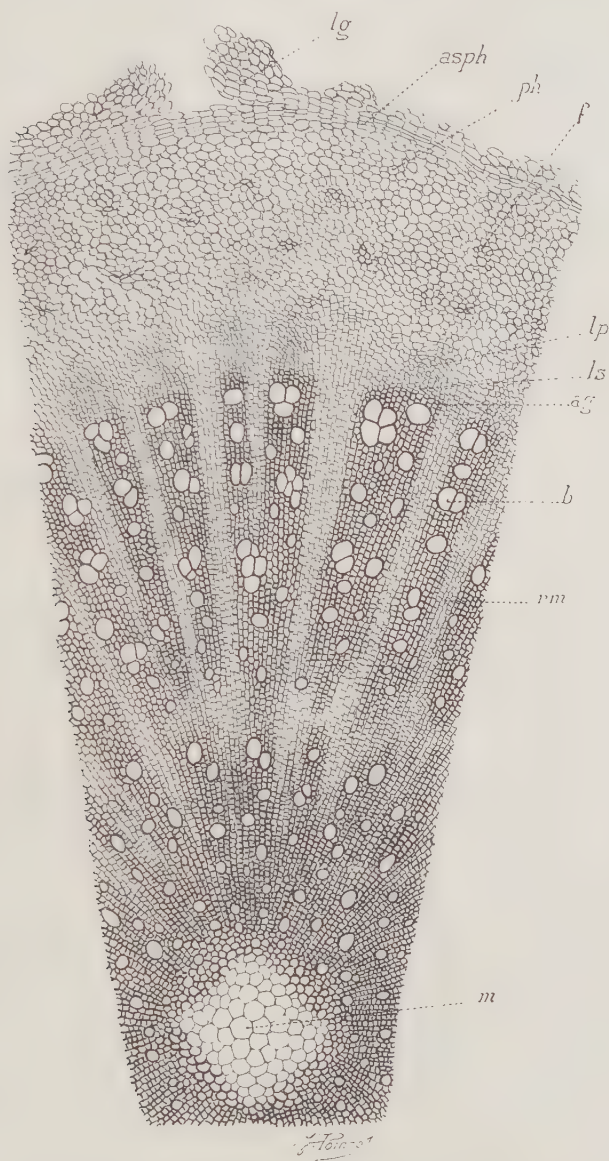


Fig. 23. — *Soja hispida*. Portion de la coupe transversale d'une racine témoin ayant le même âge que la racine représentée sur la figure 22 B ; elle provient d'une région de la racine analogue à cette dernière. (Gr. : 30.) — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *b*, bois ; *ls*, liber secondaire ; *lp*, liber primaire ; *rm*, rayon médullaire ; *m*, moelle ; *asph*, assise subéro-phellodermique ; *lg*, liège ; *ph*, phelloderme ; *f*, fibres.

nomène, de même que la faible quantité de liège formé,

s'explique partiellement par l'action protectrice due à l'emprisonnement, partiellement aussi par le fait que les formations libéro-ligneuses sont réduites. Ce sont ces caractères anatomiques qui permettent d'expliquer la pigmentation atténuée de la racine, signalée plus haut (p. 198).

A propos de la destruction normale de l'écorce primaire, un document intéressant est fourni par la racine de *Raphanus* emprisonnée dans des plaques (fig. 29) et récoltée au bout de six semaines d'expérience. Elle montre, au voisinage du petit axe, de faibles lambeaux d'écorce, écrasés, tandis qu'aux extrémités du grand axe, où les formations libéro-ligneuses sont cependant beaucoup plus abondantes, on retrouve des fragments d'écorce primaire, en bon état et plus volumineux. Dans cette portion, les plaques de verre qui avancent de part et d'autre de la racine forment une protection contre l'action mécanique normale du sol ; par conséquent, les extrémités du grand axe sont soumises à une action mécanique moindre que normalement. On peut en conclure que la destruction de l'écorce résulterait plus de l'action mécanique de contre-pression du milieu que de la distension des formations périphériques par la masse des tissus libéro-ligneux formés.

TIGES. — 1^o L'épiderme reste très fréquemment cellulosique ; il ne se cutinise pas, ce qui est vraisemblablement une conséquence de l'action protectrice du revêtement. Il y a des stomates normaux, mais peu nombreux dans le tube ou au contact des plaques, et qui doivent être les stomates différenciés dans la jeune germination avant l'emprisonnement, car le petit nombre de stomates formés semble montrer qu'il ne s'en différencie plus après l'emprisonnement.

2^o L'écorce est peu développée et ne présente jamais de tissu lacuneux, ce qui explique le petit nombre de stomates formés.

3^o Le liber est presque toujours écrasé et en très petite quantité.

4^o La faible pigmentation de la tige tient principalement au développement peu abondant de l'écorce qui entraîne une formation réduite des chloroleucites ; ils ont d'ailleurs

une teinte jaune verdâtre pâle, tout à fait anormale.

5° La tige développée dans des plaques maintenues horizontales (fig. 33) présente, sur sa face supérieure qui supporte le poids d'une plaque épaisse en verre, les caractères généraux dus à l'action mécanique de pression. Sur sa face inférieure, elle montre des caractères anormaux qui ne peuvent s'expliquer par une action de pression, et qui seraient plutôt à rapprocher de ceux obtenus par JACCARD (1), dans ses expériences de traction ou de flexion. Dans le dispositif utilisé présentement, la tige quittait sa direction verticale normale pour se développer horizontalement entre deux plaques de verre et, sitôt après ce passage, reprenait sa direction verticale : ce brusque et double changement de direction peut provoquer des perturbations mécaniques plus complexes encore que celles indiquées par JACCARD.

Les modifications provoquées par l'emprisonnement, mais ayant pour siège les portions voisines, extérieures à l'emprisonnement, sont les suivantes :

1° Les zones de passage de la plante de l'état libre à l'état emprisonné sont généralement riches, à leur surface, en formations subéreuses. L'épanouissement de la plante, en sortant du dispositif (fig. 20 et 21), peut provoquer des blessures de l'épiderme sur la section à bords tranchants du tube ou des plaques de verre et expliquer ainsi la formation abondante du liège qui semble avoir un rôle cicatriciel dans ces régions de passage.

2° Le bourrelet constant de la tige, au-dessus de l'emprisonnement, est particulièrement riche en tissu libérien (les assises libériennes sont beaucoup plus nombreuses dans cette région que dans les régions normales de la tige), et les racines adventives formées sur le bourrelet se différencient dans le liber (fig. 20). Ces faits fournissent des indications précises sur le mécanisme normal du développement des racines adventives, d'autant plus qu'elles prennent naissance ici dans un organe qui n'a pas subi de traumatisme. Dans ce cas, l'action mécanique a un rôle excitateur sur le fonctionnement des tissus générateurs. La différenciation des racines

(1) Cf. *loc. cit.*

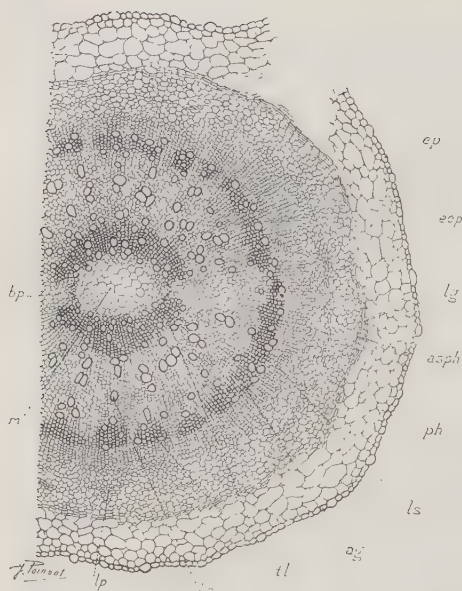


Fig. 24. — *Raphanus sativus*.
Portion de la coupe transversale d'une racine emprisonnée dans un tube cylindrique (fin de l'expérience), montrant la conservation partielle de l'écorce primaire et de l'épiderme, le faible fonctionnement de l'assise subéro-phellodermique, les dimensions très réduites de l'ensemble des cellules et la lignification des tissus entourant les vaisseaux du bois. (Gr. : 40.) (Mêmes désignations que sur la figure 25.)

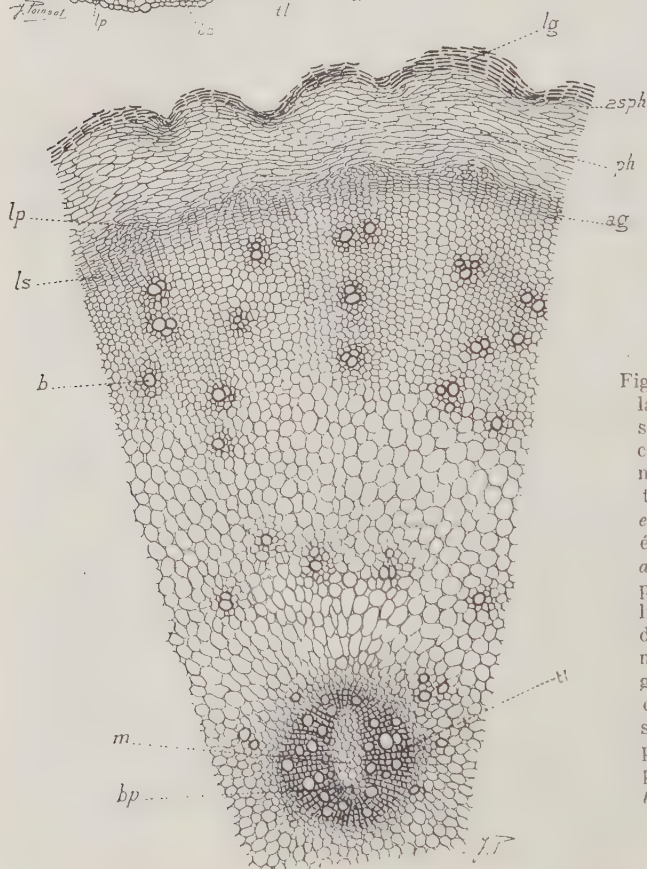


Fig. 25. — Portion de la coupe transversale de la même racine, immédiatement au-dessous du tube. (Gr. : 22.)
ep, épiderme ; ecp, écorce primaire ; asph, assise subéro-phellodermique ; lg, liège ; ph, phelloderm ; ag, a-s'se génératrice libéro-ligneuse ; ls, liber secondaire ; bs, bois secondaire ; lp, liber primaire ; bp, bois primaire ; m, moelle ; tl, tissu lignifié.

adventives paraît être en rapport avec un plus grand développement du liber et la présence d'un excès de produits élaborés, stabilisés en partie dans cette région.

Les dissymétries que nous observons font penser à la struc-

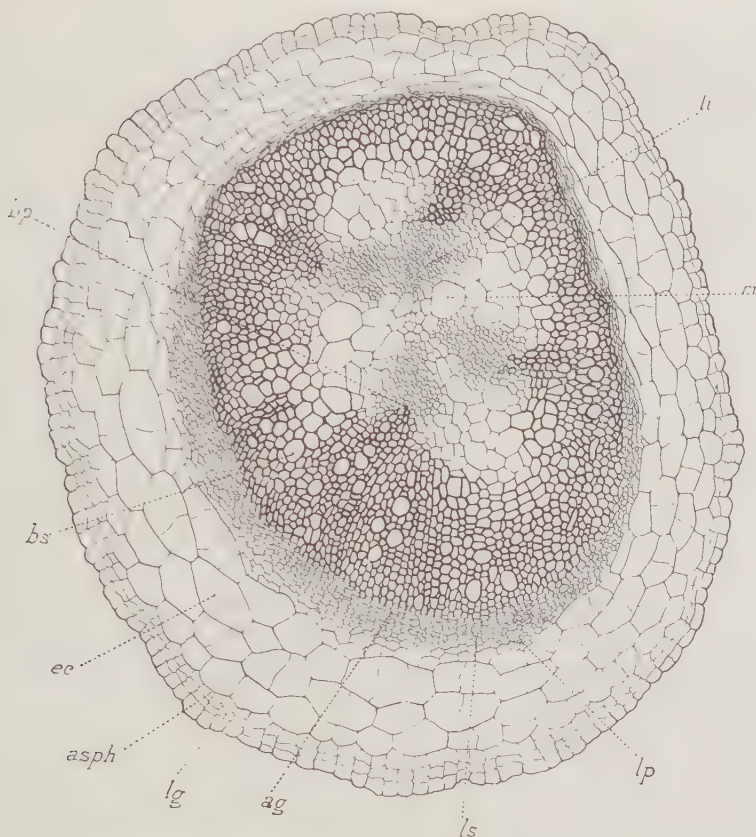


Fig. 26. — *Solanum oleraceum*. Section transversale d'une racine emprisonnée dans un tube cylindrique. La présence de quelques parcelles de terre interposées entre la racine et le tube a provoqué la déformation visible en haut et à droite de la figure (fin de l'expérience). (Gr. : 45.) — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *bs*, liber secondaire ; *bs*, bois secondaire ; *lp*, liber primaire ; *bp*, bois primaire ; *asph*, assise subérophellodermique ; *lg*, liège ; *ec*, écorce ; *m*, moelle ; *li*, liber interne.

ture asymétrique de la racine des Chénopodiacées, que Fron (1) a si bien étudiée. Il signale que la disposition spi-

(1) FRON, Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chénopodiacées (*Annales des Sc. nat., Bot.*, 8^e série, t. IX, 1899, p. 157 à p. 240).

ralée des formations libéro-ligneuses se montre dans les espèces chez lesquelles la radicule est gênée durant son développement dans la graine. C'est donc aussi une action mécanique (de pression) qui se trouve à l'origine de ces anomalies (devenues héréditaires).

D'autre part, il y a un lien manifeste entre les dissymétries anatomiques expérimentales (fig. 26, 30, 32 et 36) et les aspects anatomiques des rhizomes (fig. 1 et 2), dont l'étude fait l'objet de la première partie de ce travail.

L'évolution des tissus de la plante emprisonnée diffère sensiblement de celle des régions libres du même organe (ou d'une plante témoin). Elle est caractérisée, d'une manière générale, par un arrêt à un stade moins avancé du développement normal.

Les modifications obtenues dans le cas d'une action mécanique uniformément appliquée tout autour de l'organe emprisonné permettent de comprendre les dissymétries de structure qui proviennent d'une action mécanique plus localisée. Dans ce dernier cas, on observe, sur une section transversale, des régions à caractères anormaux résultant d'une compression, et des régions à caractères normaux. Il est donc possible, en utilisant des actions mécaniques appropriées, de reproduire expérimentalement les dissymétries observées : la pression provoque prématurément un arrêt de fonctionnement des assises génératrices, accompagné d'autres caractères déjà signalés et que nous énumérerons, en détail, dans les exemples de structure de racines et de tiges qui vont être donnés.

I. — Racines développées dans des tubes.

1^o *Soja hispida*. — A titre d'indication, je rappellerai la structure d'un axe hypocotylé jeune de *Soja hispida* (fig. 22 A), au moment de l'emprisonnement : le diamètre de l'axe hypocotylé est de 3 millimètres. L'épiderme est cellulosique ; l'écorce est représentée par 14 épaisseurs de

cellules, environ, dont les assises les plus externes sont à éléments plus petits. L'endoderme et le périycle commencent à se différencier. Le liber, bien développé, a environ 8 épaisseurs d'éléments, et le bois intermédiaire forme une épaisseur de vaisseaux. La moelle a 11 épaisseurs de cellules dans son diamètre. Les deux assises génératrices ne sont pas encore indiquées.

Racine emprisonnée dans un tube de 3 millimètres (fig. 22, B). — Son diamètre est de 3 millimètres (la partie emprisonnée appartenait à l'axe hypocotylé). L'écorce primaire subsiste en partie (9 assises), limitée vers l'extérieur par l'épiderme. L'endoderme est différencié. L'assise subéro-phellodermique a formé sept à huit épaisseurs d'éléments peu différenciés ; les cellules qui représentent le liège ne sont pas subérifiées. Dans le périycle se montrent de nombreux paquets de fibres sclérifiées, contre lesquelles se trouvent les derniers vestiges du liber primaire écrasé. Le liber secondaire est représenté par 5 à 7 assises de cellules ; le bois, par 44 assises, ayant des vaisseaux répartis à peu près uniformément. Le nombre total des vaisseaux est de 150, dont les plus gros ont un diamètre correspondant à 8-10 divisions du micromètre oculaire. Les rayons médullaires sont à peine indiqués ; la moelle a 11 épaisseurs de cellules. Tous les tissus, à l'exception de la moelle et de l'écorce primaire, ont, en général, des éléments environ deux fois plus petits que ceux de la racine témoin.

Racine témoin (fig. 23). — Son diamètre est de 9 à 10 millimètres. L'écorce primaire a totalement disparu. L'assise subéro-phellodermique a largement fonctionné, produisant du liège représenté par 8 à 9 assises, et du phelloderme représenté par 25 assises contenant des paquets de fibres disséminées dans toute l'écorce. Le liber présente 10 à 13 assises d'éléments ; le bois, environ 105 épaisseurs de cellules avec de gros vaisseaux répartis à peu près uniformément dans toute son épaisseur. Le nombre total des vaisseaux est de 220, dont les plus gros ont un diamètre correspondant à 17-20 divisions du micromètre oculaire. Les rayons médullaires, restés partiellement cellulotiques, sont larges et bien développés. La

moelle est représentée par 11 assises de cellules, suivant son diamètre.

Racine emprisonnée dans deux tubes séparés par un petit intervalle. — L'échantillon étudié était emprisonné dans deux tubes superposés, l'un de 2, l'autre de 3 millimètres de diamètre, séparés par un intervalle de 3 à 4 millimètres (dispositif d'expérience représenté sur la figure 10, p. 191). A partir de l'extrémité inférieure de la racine, se trouvait d'abord le tube de 2 millimètres, puis, au-dessus de l'espace libre, qui présente un épaississement, le tube de 3 millimètres.

a. *Racine développée dans un tube de 2 millimètres.* — Elle a 2 millimètres de diamètre. Il ne reste que des parcelles d'écorce primaire déformée. Les formations subéro-phellogermiques sont développées, et le phellogerm présente des paquets de fibres. L'assise libéro-ligneuse est aussi différenciée : le liber a une épaisseur correspondant à 22 divisions du micromètre oculaire ; l'épaisseur du bois correspond à 33 divisions du micromètre oculaire (environ 35 files de cellules) : le nombre des vaisseaux du bois est de 160 environ. La moelle est réduite à quelques cellules normales, cellulodermiques.

b. *Racine développée dans l'intervalle des deux tubes.* — La portion de racine comprise entre les deux tubes a environ 5 millimètres de diamètre et ne présente plus trace d'écorce primaire. Plusieurs radicelles partent de la racine, à ce niveau. La racine principale présente d'abondantes formations subéro-phellogermiques et libéro-ligneuses (son bois contient environ 166 vaisseaux).

c. *Racine développée dans un tube de 3 millimètres.* — Elle a 3 millimètres de diamètre. L'épiderme et l'écorce de l'axe hypocotylé sont bien conservés ; l'endoderme est différencié ; dans la région péryclétique, on note la présence de quatre cloisonnements : c'est l'assise subéro-phellogermique qui a commencé à fonctionner, mais les cellules en files qui ont résulté de ce cloisonnement sont peu nombreuses et sont restées cellulodermiques. Les fibres sont bien représentées ; l'épaisseur du liber correspond à 24 divisions du micromètre oculaire et le bois à 39 ; il montre environ 205 vaisseaux ; ce nombre

élevé de vaisseaux doit être en relation avec la présence des radicelles développées dans l'intervalle des deux tubes. La moelle est restée cellulosique.

2° *Raphanus sativus*. — *Racine emprisonnée dans un tube de 2 millimètres* (fig. 24). — Le diamètre de la racine est de 2 millimètres. L'épiderme et l'écorce primaire (5 assises) de l'axe hypocotylé sont partiellement conservés ; l'assise subéro-phellodermique commence à fonctionner, mais le liège en voie de formation est à peine subérifié, par places. Le phelloderme présente à peu près 8 assises de cellules. Le liber est représenté par 7 à 8 assises de liber secondaire et par le liber primaire bien conservé. Le bois montre 30 assises d'éléments dans ses formations secondaires et quelques vaisseaux de bois primaire ; le nombre des vaisseaux du bois secondaire est de 200 environ. Le tissu qui entoure les vaisseaux du bois est resté cellulosique dans la région médiane, mais il s'est différencié un anneau presque complet de fibres lignifiées (environ 7 assises) autour des vaisseaux les plus externes et un autre (12 assises) dans la région des vaisseaux groupés autour de la moelle. Cette dernière est restée cellulosique. Les divers éléments, à l'exclusion de ceux de l'écorce primaire, de l'épiderme et de la moelle, sont plus de deux fois plus petits que dans la partie de la racine située immédiatement au-dessus ou au-dessous de l'emprisonnement (et que dans le témoin).

Racine immédiatement au-dessous du tube (fig. 25). — Le diamètre de la racine est de 7 millimètres. Il reste quelques lambeaux insignifiants d'écorce primaire écrasée qui adhèrent au liège. L'assise subéro-phellodermique a largement fonctionné, produisant, vers l'extérieur, du liège en masses irrégulières (on en compte 7 assises environ). Le phelloderme montre environ 16 épaisseurs de cellules. Les rayons médullaires, entièrement cellulosiques, sont larges et bien développés. Les formations libériennes importantes comprennent 6 à 7 assises de liber secondaire et de gros îlots de liber primaire. Les vaisseaux du bois, au nombre de 400 environ, sont groupés par deux ou trois, entourés de tissu cellulosique épaissi (caractère dû à l'action mécanique et qui disparaît à quelque distance de l'emprisonnement) ; au

centre, les vaisseaux sont englobés dans du tissu lignifié (caractère dû, de même, à l'emprisonnement), entourant un petit espace occupé par des cellules de moelle restées cellulosiques.

3° *Solanum oleraceum*. — *Racine emprisonnée dans un tube de 2 millimètres* (fig. 26). — Un peu de terre s'est interposée, au début de l'expérience, entre la racine et le tube, dans la région située à droite et en haut, sur la figure. Les tissus, dans l'ensemble, sont à éléments plus petits et moins nombreux dans la région qui est au contact de la terre. Dans l'épiderme lignifié, l'assise subéro-phellodermique s'est différenciée : elle a formé, de ce côté, une épaisseur de liège, tandis qu'on en compte en général deux à trois (à éléments plus grands) sur le reste du pourtour de la racine. L'écorce présente partout 4 assises de cellules de dimensions inégales (leur épaisseur totale est, suivant la zone considérée, dans le rapport de 1,5 à 2,5 environ). L'assise génératrice libéro-ligneuse est différenciée ; le liber secondaire présente 5 à 6 épaisseurs d'éléments accolés à du liber primaire bien conservé dans l'une des régions de la racine, alors que, dans celle qui est située au contact de la terre, on rencontre du liber écrasé (indistinct comme nombre d'assises et ne montrant pas de liber primaire). L'épaisseur du bois est dans le rapport de 2,7 à 3,7, formé d'un nombre d'assises à peu près équivalent (20 à 22), les éléments différant par leurs dimensions ; les vaisseaux sont moins nombreux du côté où le tissu ligneux est réduit ; le bois primaire est visible sur la figure (*bp*).

Les formations ligneuses, au lieu d'être orientées suivant les rayons du cercle, sont plus ou moins incurvées. Seul, le liber interne (caractéristique de la famille des Solanées) ne subit aucune modification : il montre quatre îlots bien développés (tout à fait comparables à ceux du témoin), séparés par quelques cellules de moelle.

II. — Tiges développées dans des tubes.

1° *Polygonum tataricum*. — *Tige développée dans un tube de 2mm,5* (fig. 28). — Le diamètre de la tige est de 2mm,5. L'épiderme cellulosique est un peu épaissi ; l'écorce présente

4 à 6 assises de cellules à peu près toutes semblables et non collenchymateuses. Les paquets de fibres sont au nombre de 33 environ, les uns de 5 à 6 fibres en général, alternant avec des paquets plus importants (10 à 14 fibres). Le liber forme un an-

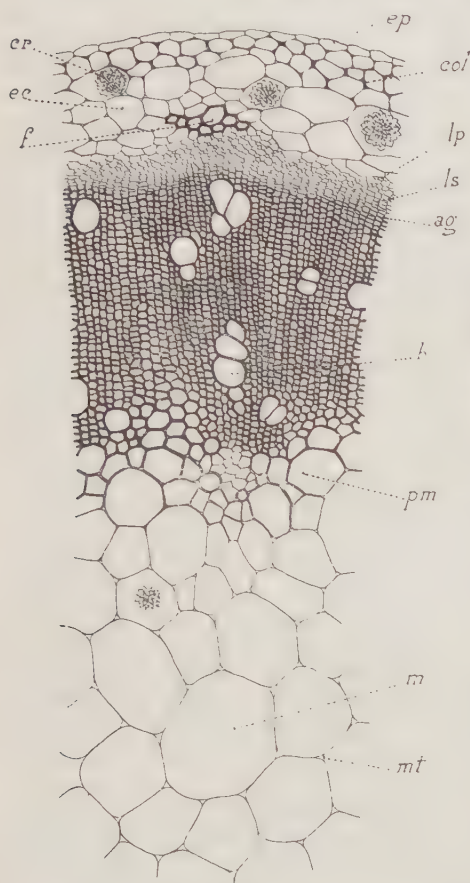


Fig. 27. — *Polygonum tataricum*. Portion de la coupe transversale d'une tige témoin montrant du collenchyme dans l'écorce ; des méats dans le tissu cortical et médullaire ; une égale répartition des vaisseaux du bois, par îlots séparés, dans l'anneau ligneux. (Gr. : 50.) (Mêmes désignations que sur la figure 28).

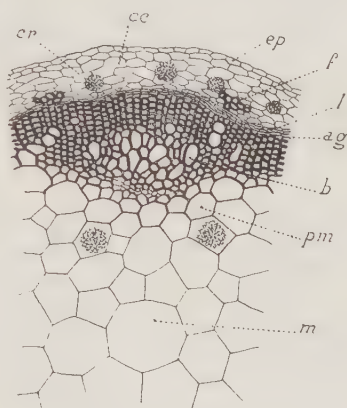


Fig. 28. — *Polygonum tataricum*.

Portion de la coupe transversale d'une tige emprisonnée dans un tube, montrant le faible développement du liber (qui, de plus, a l'aspect de liber écrasé) ; le nombre réduit des assises ligneuses ; l'épaisseur remarquable de la membrane lignifiée (double de la normale) ; l'inégale répartition des vaisseaux du bois en groupes compacts, largement espacés ; les dimensions réduites de l'ensemble des cellules. (Gr. : 50.) — *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *col*, collenchyme ; *f*, fibres ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber ; *ls*, liber secondaire ; *b*, bois ; *lp*, liber primaire ; *m*, moelle ; *pm*, zone pérимédullaire ; *mt*, méats ; *cr*, oxalate de chaux en oursins.

neau continu d'une épaisseur de 5 assises, qui a l'aspect de liber écrasé ; de plus, le liber primaire a totalement disparu. Le bois présente 7 à 9 assises de cellules très

petites, à membrane d'épaisseur environ double de la normale, avec des groupes de vaisseaux à faible lumière ; ces vaisseaux sont réunis en groupes compacts, très espacés, de sorte que l'anneau ligneux en est dépourvu sur de longs espaces. Le nombre total des vaisseaux est de 144. La moelle a environ 2 millimètres de diamètre ; elle contient, comme l'écorce, de nombreux oursins d'oxalate de chaux. Elle diffère de la moelle normale par l'absence totale de méats entre ses cellules. Tous les éléments des tissus sont environ deux fois plus petits que dans la tige témoin.

Tige témoin. — Son diamètre est de 6 millimètres environ. L'épiderme est cellulosique ; l'écorce présente environ 5 assises de cellules beaucoup plus grandes que dans le tube et entre lesquelles se trouvent des méats ; les plus externes sont collenchymateuses. On compte environ 20 paquets de 10 à 15 fibres chacun. Le liber secondaire présente 6 assises d'éléments qui ne sont nullement écrasés et, de plus, le liber primaire est bien représenté. Le tissu ligneux comprend 39 assises avec de gros vaisseaux différenciés à peu près uniformément dans tout l'anneau ligneux (environ 200). Le diamètre de la moelle est de 5 millimètres environ : elle est formée de grandes cellules séparées par des méats et possède, comme l'écorce, de nombreux cristaux d'oxalate de chaux en oursins.

2° *Solanum nigrum.* — *Tige développée dans un tube de 2^{mm},5.* — Le diamètre de la tige est de 2^{mm},5. Son épiderme est entièrement cellulosique et n'est ni cutinisé, ni épaissi sur sa face externe. L'écorce est formée de 4 assises de cellules très larges, à contours anguleux, ne laissant aucun méat entre elles. A la limite interne de l'écorce, on note la présence de quelques fibres sclérifiées, isolées. Le liber présente 11 assises d'éléments plus ou moins écrasés. Le bois forme un anneau ligneux complet (environ 7 assises de cellules dans la partie de l'anneau qui relie entre eux les faisceaux du bois ; ces derniers ont 24 épaisseurs de cellules). Plus à l'intérieur, se trouvent les gros îlots du liber interne, presque équivalents à ceux de la tige normale, et qui se réunissent près du centre de la moelle. L'ensemble des tissus montre des dimensions

réduites par rapport à ceux de la tige située au-dessus du tube.

Région de la tige située au-dessus du tube. — Son diamètre est de 5 millimètres ; elle présente un épiderme cutinisé et dont les cellules se divisent (début de fonctionnement de l'assise subéro-phellectodermique). L'écorce comprend 7 assises de cellules, arrondies aux angles (petits méats). A la limite interne de l'écorce, il y a des fibres sclérifiées. Le liber présente 12 assises d'éléments qui ne sont pas écrasés. L'anneau ligneux a 5 épaisseurs de cellules ligneuses entre les faisceaux, tandis que ces derniers en montrent 23. Le liber interne diffère peu de celui qui existe dans la tige emprisonnée. La moelle est abondamment développée (2 millimètres de diamètre), tandis que dans le tube elle n'était représentée que par quelques cellules.

3° *Helianthus annuus.* — *Coupe longitudinale passant par la partie emprisonnée, ainsi que par les portions situées au-dessus et au-dessous de l'emprisonnement* (fig. 20 et 20 bis).

Région de la tige emprisonnée dans un tube (fig. 20 bis, B). — Le diamètre de la tige est de 2 millimètres à 2^{mm},5. Tous les tissus, de dimensions réduites au moins de moitié, sont formés de cellules de forme parallélipédique ne présentant entre elles aucun méat et alignées avec une régularité remarquable. Au-dessous de l'épiderme, l'écorce est formée de 5 à 6 épaisseurs de cellules toutes égales (deux fois plus longues que larges en général et à cloisons perpendiculaires entre elles). L'endoderme n'est pas différencié. Dans les régions du parenchyme cortical (en face des faisceaux libéro-ligneux) où se forment normalement dans l'endoderme des paquets de fibres et des canaux sécréteurs, on retrouve ces éléments, mais en quantité réduite, comme nombre et plus encore comme dimensions. Le liber présente 5 assises d'éléments environ, presque totalement écrasés. Le bois, fortement lignifié, à membrane double de la membrane normale comme épaisseur, montre environ 16 assises de cellules. La moelle présente environ 20 épaisseurs de cellules, suivant son diamètre.

Région de la tige située au-dessous du tube (fig. 20 bis, C). — Au niveau du passage dans le tube, l'écorce est écrasée

et on remarque la formation de liège qui paraît avoir un rôle cicatriciel. L'écorce, ainsi que le liber et le bois, convergent vers l'entrée du tube. L'épiderme et l'écorce (composée de 12 assises environ) sont formés de cellules isodiamétriques ; l'écorce ne présente pas de tissu lacuneux. L'endoderme est bien différencié ainsi que les fibres et les canaux sécréteurs. Le liber est formé de 12 assises de cellules ; dans le bois, on en compte 35. La moelle présente des cellules isodiamétriques (environ 30 assises), arrondies aux angles et séparées par de petits méats.

Région de la tige située au-dessus du tube (bourrelet) (fig. 20 bis, A). — A la sortie du tube, au fond du renflement formé par le bourrelet, l'écorce subit le même écrasement, et le liège est aussi abondant qu'à l'extrémité opposée du tube. Au niveau du bourrelet, l'épiderme est normal ; l'écorce est formée de 17 assises de cellules isodiamétriques, arrondies, montrant un important développement de tissu lacuneux normal ; seules, les 2 ou 3 assises d'écorce externe ne présentent aucun méat (comme à l'état normal). On note la présence d'un endoderme dans lequel on trouve, ainsi que dans le liber secondaire, des canaux sécréteurs larges et nombreux ; plus à l'intérieur se montrent des paquets de fibres. Le liber et le bois s'étalent au sortir de la zone emprisonnée ; le liber est particulièrement abondant dans cette région ; on en compte jusqu'à 23 assises, tandis que plus haut, dans la tige, il est réduit à 16 assises. C'est dans le liber, au voisinage de l'assise génératrice, que les racines adventives développées sur le bourrelet ont pris naissance. Elles se développent non seulement dans le bourrelet proprement dit, où le nombre des assises de tissu libérien est maximum, mais aussi dans la région un peu plus éloignée de l'emprisonnement (où le nombre d'assises libériennes est moins élevé). L'abondance de substances élaborées accumulées dans cette région doit déterminer une tension osmotique anormale capable de provoquer la différenciation de ces racines. Le bois présente 42 assises de cellules. La moelle est formée de tissu normal avec méats (environ 35 épaisseurs de cellules).

Répartition de la chlorophylle. — Dans le tube, l'épiderme

et l'écorce ne contiennent que très peu de chloroleucites de faible diamètre, tandis que, dans les portions libres, l'épiderme et toute l'écorce (particulièrement les assises externes) en présentent une grande quantité, de diamètre normal.

III. — Racines développées dans des plaques.

1^o *Raphanus sativus*. — Coupe longitudinale passant par la portion de racine emprisonnée dans les plaques et par la région libre située au-dessus des plaques (fig. 21 et 21 bis). — La racine développée dans des plaques a 2 millimètres d'épaisseur, tandis qu'elle présente, au-dessus des plaques, un diamètre de 12 à 13 millimètres. L'assise subéro-phellodermique et l'assise libéro-ligneuse sont toutes deux différenciées, mais au contact des plaques, la quantité de liège formée est réduite à une seule épaisseur de cellules, dans lesquelles la membrane n'est pas subérifiée. Au contraire, dans la région libre de la racine, le liège montre plusieurs épaisseurs de cellules fortement subérifiées. Le phelloderme est représenté par 5 à 6 assises d'éléments d'une régularité frappante, entre les plaques, et par 12 assises environ d'éléments de dimensions doubles, au-dessus des plaques. Le liber est réduit à 5 files de cellules dans la région emprisonnée et en présente 12 environ au-dessus de l'emprisonnement. Le bois, formé de vaisseaux à lumière plus petite, est entouré de tissus lignifiés à membrane épaisse, dans la partie comprimée ; à quelque distance au-dessus des plaques, on retrouve les vaisseaux entourés de parenchyme cellulosique normal. La réduction de taille des cellules signalée pour le phelloderme se retrouve dans tous les tissus. Les cellules du parenchyme médullaire présentent des méats au-dessus de l'emprisonnement et n'en montrent pas dans la région emprisonnée. Le passage de la zone mise en expérience à la zone libre montre que la proportion des tissus lignifiés diminue brusquement.

Racine emprisonnée dans des plaques (fig. 32). — La partie déformée par le développement dans des plaques présente une largeur de 12 millimètres et une épaisseur variant de 1 millimètre à 2^{mm},5. Le cylindre central a 9 millimètres

suivant le grand axe et environ 1^{mm},5 suivant le petit axe de l'ellipse. Les caractères anatomiques les plus remarquables sont les suivants : à partir du centre, les vaisseaux du bois sont entourés de tissus lignifiés, formant un cercle d'un demi-millimètre environ de diamètre. Autour de cette zone, l'ensemble des formations ligneuses, libériennes et corticales, a une forme elliptique. Suivant le petit axe, les vaisseaux sont entourés de tissu très fortement lignifié et à lumière très petite, sauf d'étroits et courts rayons médullaires restés cellulotiques. Le phelloderme est représenté par 7 à 11 assises de cellules plus ou moins aplaties et à éléments plus petits qu'aux extrémités ; il y a peu de liège formé. Suivant le grand axe, du côté où l'épaisseur est de 1 millimètre, tous les tissus sont lignifiés autour des vaisseaux. Le phelloderme présente 23 à 25 assises de cellules arrondies, et le liège est représenté par 2 à 3 assises. Du côté où l'épaisseur est de 2 millimètres environ, il y a des îlots lignifiés autour du bois secondaire le plus ancien ; le bois de formation plus récente est entouré de parenchyme cellulotique et traversé par de larges rayons médullaires.

L'un des caractères les plus frappants est l'orientation prise par les rayons médullaires et les tissus qui les entourent, suivant des lignes fortement incurvées, excepté aux extrémités du grand axe. Le liber présente une dizaine d'assises, en files, à l'extrémité la plus large, 6 à l'autre et 4 au voisinage du petit axe. Les formations dues au fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse sont dans le rapport de 1,5 à 12,5 suivant les deux axes (elles sont donc 8 fois plus abondantes suivant le grand axe).

La grosseur des grains d'amidon développés dans l'écorce diffère suivant la région considérée. Ils atteignent, comme dimension et comme quantité formée, un maximum, aux extrémités du grand axe. Dans le secteur médian où le phelloderme montre des cellules de petites dimensions, l'amidon est en grains ténus et peu abondants.

Racine emprisonnée dans des plaques (fig. 29). — La section elliptique a 6 millimètres suivant le grand axe et 2 millimètres suivant le petit. L'ensemble des tissus est incurvé à

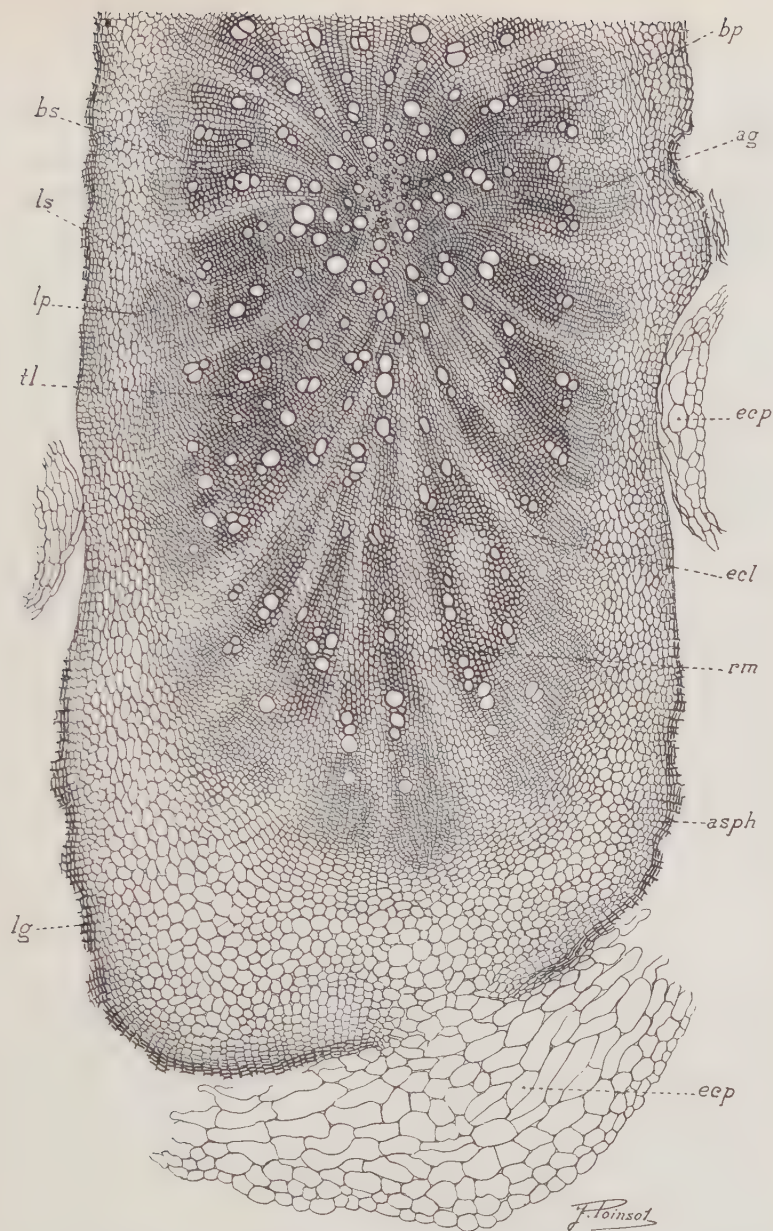


Fig. 29. — *Raphanus sativus*. Portion de la coupe transversale d'une racine emprisonnée dans des plaques (après six semaines d'expérience) montrant l'orientation des rayons médullaires et de l'ensemble des tissus qui les entourent, suivant des lignes incurvées (au voisinage du petit axe de l'ellipse). Dans l'ensemble, les tissus voisins des vaisseaux du bois présentent des épaississements (soit cellulosiques *ecl*, soit lignifiés *tl*). On voit la différence de dimensions des cellules (environ deux fois plus petites, suivant le petit axe) et la différence dans la quantité de tissus secondaires formés (suivant les deux axes). Un lambeau important d'écorce primaire subsiste à l'extrémité du grand axe, tandis que les autres lambeaux (au voisinage du petit axe) sont écrasés et ne laissent que des vestiges. (Gr. : 42.) — *ecp*, écorce primaire; *asph*, assise subéro-phellodermique; *lg*, liège; *ph*, phelloderme; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *ls*, liber secondaire; *bs*, bois secondaire; *lp*, liber primaire; *bp*, bois primaire; *rm*, rayon médullaire; *tl*, tissu lignifié; *ecl*, épaississements cellulosiques.

partir du centre dans la portion étroite de la racine. Au centre, les vaisseaux du bois sont entourés de parenchyme cellulosique, à parois épaissies et à lumière petite.

Plus à l'extérieur, se montre un anneau elliptique presque complètement lignifié qui englobe des groupes de vaisseaux. Le nombre de vaisseaux du bois différenciés est plus grand suivant le grand axe que suivant le petit axe de l'ellipse. Le liber a sensiblement le même nombre d'assises (une vingtaine) dans les deux portions considérées, mais la taille des éléments diffère beaucoup : dans le secteur médian, l'ensemble du liber a une épaisseur moitié moindre que celle du liber développé suivant le grand axe. L'écorce primaire ne laisse que des vestiges insignifiants au contact des plaques et montre un fragment bien conservé à l'une des extrémités (Voir p. 214) ; l'écorce secondaire est bien développée. Aux extrémités, le phelloderme, à cellules arrondies, présente environ 23 assises, tandis qu'au voisinage du petit axe on en compte une douzaine, à cellules le plus souvent aplaties. Le liège présente environ 5 assises de cellules au contact des plaques : ce liège en voie de formation est à peine subérifié, tandis qu'aux extrémités du grand axe les assises de liège normal sont en train de s'exfolier.

Au-dessus des plaques, la racine de forme circulaire a un diamètre de 5 millimètres. Elle présente le même aspect que le témoin (vaisseaux du bois dispersés dans un parenchyme cellulosique, puis, en allant vers l'extérieur, le liber, l'écorce formée de phelloderme et le liège qui s'exfolie irrégulièrement).

Échantillon témoin. — Une coupe transversale, pratiquée dans la même région d'un échantillon témoin de 8 millimètres de diamètre, a un aspect très différent de celui de la racine emprisonnée. Les vaisseaux du bois sont disséminés dans un parenchyme entièrement cellulosique. Il n'y a pas trace de tissu lignifié ou sclérifié dans cette racine, en dehors des vaisseaux du bois. Le parenchyme est divisé par des rayons médullaires. Le liber a environ 30 assises de cellules. Le phelloderme en présente 24 assises, et le liège sur tout le pourtour forme des masses irrégulières qui sont toutes en train de s'exfolier.

2° *Raphanus niger*. — *Racine emprisonnée dans des plaques.*

— La section de la racine est une ellipse dont le petit axe a 6 millimètres et le grand axe 13 millimètres. L'écorce et le liber ayant été enlevés accidentellement par un lavage au moment de la récolte des racines, les longueurs des deux axes donnent le rapport des formations ligneuses suivant les deux directions. Au voisinage du petit axe, le bois est donc plus de deux fois moins abondant que suivant le grand axe. Les vaisseaux, très nombreux, qui sont répartis dans toute cette portion de racine, sont entourés, vers le centre de l'organe, de parenchyme cellulosique épaissi alternant avec des plages sclérifiées. En allant vers l'extérieur, il n'y a plus que du tissu lignifié séparé par des rayons médullaires. Ce tissu est à éléments très petits et fortement lignifiés dans la moitié la plus interne de la racine, tandis que la partie la plus externe présente du tissu ligneux à cellules plus grandes et à parois moins épaissies.

Dans cette expérience, l'écart des plaques au début était de 2 millimètres, mais la force développée par la croissance de la racine a fait sauter les fils de laiton enroulés autour des plaques. La différence d'aspect des tissus entre la partie la plus interne et la plus externe des formations ligneuses s'explique par les variations de l'action mécanique. Au début, cette action, produite par l'emprisonnement entre les plaques de verre, a provoqué dans la division des cellules la formation de cellules de petites dimensions; plus tard, l'écart des plaques ayant augmenté par suite de la rupture du fil de laiton, les divisions cellulaires se sont faites en produisant des cellules de taille normale. Dans cette portion de racine, la moelle n'est pas développée; les rayons médullaires sont incurvés dans la partie interne, dans le secteur médian, puis se redressent dans la portion où les dimensions des cellules sont plus grandes. Ceci donne une preuve de plus à l'appui de l'interprétation que nous venons de donner, à savoir qu'il y a eu deux phases dans le développement de cette racine: la première avec action mécanique plus grande que la deuxième. Les vaisseaux du bois sont en général isolés, rarement par 2 ou 3 dans la zone interne, tandis que, dans la zone externe, ils sont groupés souvent par 8 ou 10.

Échantillon témoin. — La section de cette racine est un cercle de 16 millimètres de diamètre. La moelle, abondamment



Fig. 30. — *Phaseolus multiflorus*. Portion de la coupe transversale d'une racine emprisonnée dans des plaques parallèles (fin de l'expérience). Cette coupe montre, suivant son grand axe, le développement six à sept fois plus grand de tous les tissus, les dimensions environ deux fois plus grandes des éléments, la différenciation et le fonctionnement de l'assise subéro-phellodermique, la disposition par petits flots des paquets de fibres ; la production d'une hyperplasie (ceci par comparaison avec le témoin). On voit, au voisinage du petit axe, la conservation de l'épiderme et la disposition des fibres en plages allongées et aplaties. (Gr. : 26.) — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *ls*, liber secondaire ; *bs*, bois secondaire ; *lp*, liber primaire ; *bp*, bois primaire ; *rm*, rayon médullaire ; *f*, fibres ; *asph*, assise subéro-phellodermique ; *lg*, liège ; *ec*, écorce ; *ep*, épiderme ; *m*, moelle.

développée, a un diamètre de 8 millimètres. Le bois est disposé suivant un anneau d'une épaisseur de 4 millimètres

entourant la moelle. Ce bois, réuni par ilots de 4, 5, 7 vaisseaux (ou même, 10) est entouré de parenchyme lignifié peu épaissi, ou cellulosique, coupé par de larges rayons médullaires. Dans les échantillons témoins, comme dans les échantillons



Fig. 31. — *Phaseolus multiflorus*. Portion de la coupe transversale de la même racine, au-dessus des plaques (fin de l'expérience). (Gr.: 26.) (Mêmes désignations que sur la figure 30).

soumis à la série d'expériences qui vient d'être décrite, l'écorce et le liber ont été arrachés par un lavage comme il a été dit précédemment.

3^o *Phaseolus multiflorus*. — *Racine emprisonnée dans des plaques* (fig. 30). — La racine comprimée par deux plaques de verre a une épaisseur de 2 millimètres à 2^{mm},5. Dans le

secteur médian, l'épiderme est cellulosique à petites cellules régulières. L'écorce présente 5 à 7 épaisseurs de cellules beaucoup plus petites que celles des extrémités. Les fibres sont réunies en grandes plages allongées, qui se font suite dans la région péricyclique. Le liber primaire est à gros éléments et le liber secondaire est formé, au contraire, d'éléments petits dont on peut compter 6 à 8 épaisseurs. Le bois montre environ 10 épaisseurs : ses vaisseaux sont peu nombreux et à la lumière très petite. Les rayons médullaires sont beaucoup plus espacés que suivant le grand axe et deviennent très rares au voisinage du petit axe.

Aux extrémités, l'aspect est tout différent : au lieu d'un épiderme, il y a des formations subéreuses irrégulières, toutes assez importantes. L'écorce présente 8 épaisseurs de cellules environ. Le liber montre un développement double du liber formé dans le secteur médian. Le bois a une épaisseur de 3 millimètres (127 assises de cellules environ), qui est plus grande qu'au-dessus des plaques. Les rayons médullaires sont nombreux, plus étroits que dans la portion libre de la racine et convergent vers les foyers de l'ellipse. La moelle ne diffère pas sensiblement de celle de la racine développée librement.

Racine développée au-dessus de l'emprisonnement (fig. 31). — Au-dessus des plaques, la racine cylindrique a 8 millimètres de diamètre. Elle présente une moelle cellulosique qui a, suivant son diamètre, 15 épaisseurs de cellules. Les rayons médullaires sont très nombreux, bien différenciés et très rapprochés les uns des autres ; ils sont lignifiés jusqu'à leur sortie dans le liber. De gros vaisseaux, répartis assez uniformément dans toute l'épaisseur du bois, sont entourés de nombreuses fibres sclérifiées (caractère normal des Papilionacées et qui se retrouvent dans la racine comprimée). L'épaisseur totale de l'anneau ligneux est de 2^{mm},5 environ ; celle du liber, de 3/4 de millimètre. Dans la région péricyclique, on note la présence d'ilots de fibres régulièrement répartis. Le phello-derme est représenté par 5 épaisseurs d'éléments et le liège par 3.

4° *Lathyrus Aphaca*. — La racine présente, suivant les deux

axes de l'ellipse, les longueurs suivantes : 1 millimètre et 2^{mm},5. L'épiderme est cellulosique. L'écorce est composée de 6 assises de grosses cellules arrondies, aux extrémités du grand axe, tandis qu'au voisinage du petit axe il y a 4 assises de cellules aplaties. On remarque la présence de 4 ilots formés de fibres petites et très épaisses, situés symétriquement par rapport aux axes de l'ellipse vers les extrémités (caractère normal). L'endoderme est bien développé ; au-dessous de l'endoderme, il y a de nombreux paquets de fibres mieux développées et à éléments plus nombreux aux extrémités que dans le secteur médian. Le liber est représenté par 9 assises au voisinage du petit axe et par 11 aux extrémités. Le bois présente 26 assises de cellules au contact des plaques et 34 aux extrémités. Tout le bois est riche en fibres ligneuses.

5° *Lathyrus Nissolia*. — Aux extrémités, l'écorce primaire a subsisté : elle est représentée par 5 à 6 épaisseurs d'éléments limités par un épiderme cellulosique. Dans le secteur médian, elle est réduite à 2 assises très déformées, entourées par l'épiderme. Aux extrémités, il y a environ 15 assises de liber, tandis qu'on n'en compte que 6 au voisinage du petit axe. Les formations ligneuses sont deux fois et demie plus développées dans le sens du grand axe que suivant le petit. Le grand axe a 3 millimètres et le petit environ 3/4 de millimètre.

Échantillon témoin. — La racine témoin, de forme cylindrique, a 4 millimètres de diamètre. Son écorce primaire est en voie de disparition. L'assise subéro-phellodermique commence à se différencier au niveau de l'endoderme : il y a 5 à 6 assises de phelloderme, 1 ou 2 assises de liège seulement. L'assise libéro-ligneuse a fonctionné comme aux extrémités du grand axe dans l'exemple précédent.

IV. — Tiges développées dans des plaques.

1° *Fagopyrum esculentum* (fig. 36). — La section est une ellipse dont le petit axe a 1^{mm},5, tandis que le grand axe a 4^{mm},5. En étudiant cette coupe de l'extérieur vers l'intérieur, on observe :

a. Au voisinage du petit axe, un épiderme cellulosique bien

développé ; aux extrémités du grand axe et dans les zones voisines, l'épiderme est analogue à celui-ci par places, séparées par des plages où se montrent des formations de liège.

b. L'écorce présente 4 à 5 assises de cellules qui sont 2 fois plus grandes aux extrémités que dans le secteur médian. Aux extrémités, contre le liber, il y a de grandes cellules sclérifiées (péricycle) et des îlots de fibres. Au contraire, au contact des plaques, on observe de place en place à peine une cellule sclérifiée qui se trouve ou non au contact des fibres ; ces dernières sont peu nombreuses.

L'épaisseur des formations libéro-ligneuses est deux fois moindre au contact des plaques qu'aux extrémités : on compte 26 épaisseurs contre 53 pour le bois et 5 épaisseurs contre 10 pour le liber. Le bois, au contact des plaques, est formé d'éléments à lumière très petite et à membrane très épaissie ; le liber présente l'aspect de liber écrasé. La moelle, à cellules légèrement aplaties suivant le grand axe, montre 9 épaisseurs de cellules dans son petit diamètre et environ 20 dans son grand. L'oxalate de chaux en oursins est abondant dans toute l'écorce et dans la moelle. Normalement, la tige de *Fagopyrum esculentum* présente, comme caractère remarquable, un péricycle sclérifié régulièrement développé dans toute la tige avec des îlots de fibres régulièrement réparties contre cette assise, du côté externe.

Échantillon témoin. — L'épiderme présente, par places, quelques cellules de liège en voie de formation. L'épaisseur des formations ligneuses est uniforme (environ 50 assises). Le liber est à peine plus développé que dans l'échantillon emprisonné (11 assises). Les grandes cellules sclérifiées du péricycle sont bien développées sur plusieurs rangs et accolées à des îlots de fibres très larges. Il y a, comme dans l'échantillon comprimé, alternance de bois à éléments petits et grands (deux alternances successivement en partant de la moelle, puis, une zone d'éléments petits, vers l'extérieur). La moelle a 21 assises, suivant son diamètre ; l'oxalate de chaux est réparti à peu près uniformément.

2° *Helianthus annuus*. — Cet échantillon a été recueilli au bout de deux mois d'emprisonnement dans des plaques de

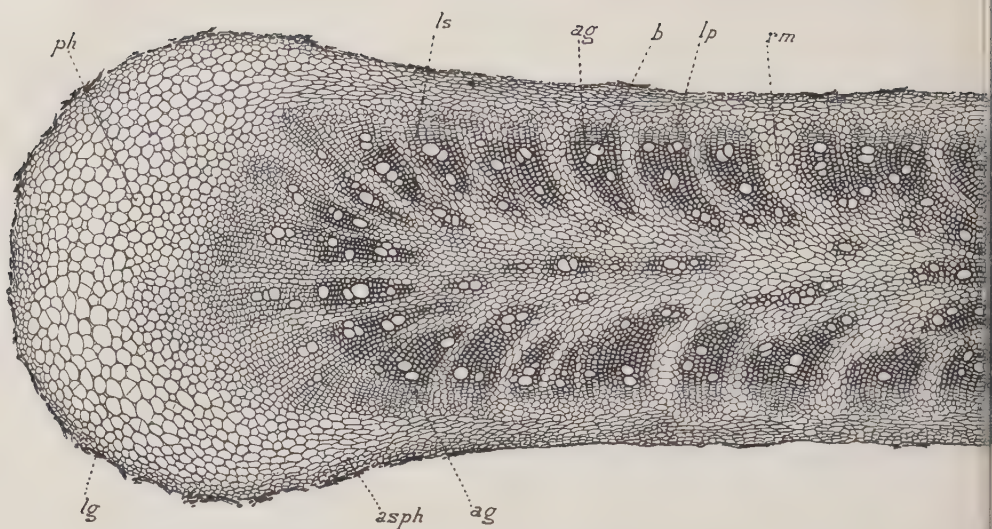


Fig. 32. — *Raphanus sativus*. Section transversale d'une racine emprisonnée dans des plaques (filles des tissus (plus mous et plus compressibles que ceux du secteur central), au moment où le dispo- lèles, elles convergeaient vers la région située à droite de la figure. Cette coupe montre la diffé- suivant les deux axes ; l'orientation, suivant des lignes incurvées, des rayons médullaires et des seaux. (Gr. : 23.) — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *ls*, liber secondaire ; *b*, bois secondaire ; *m*, moelle ; *l*, tissu lignifié.

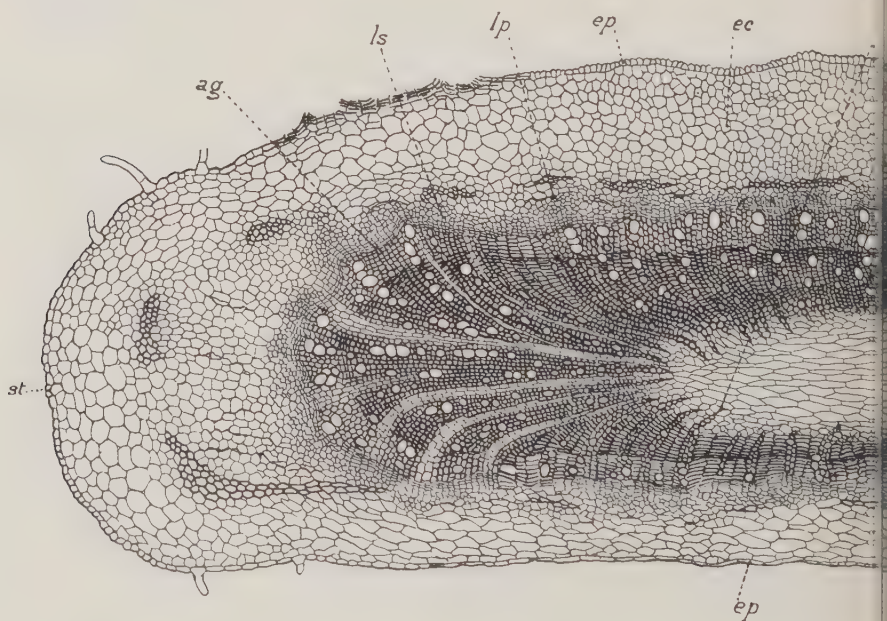
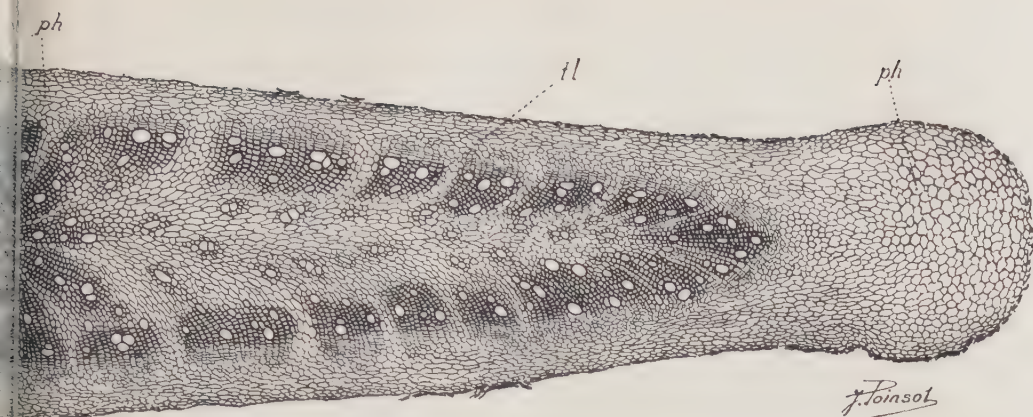
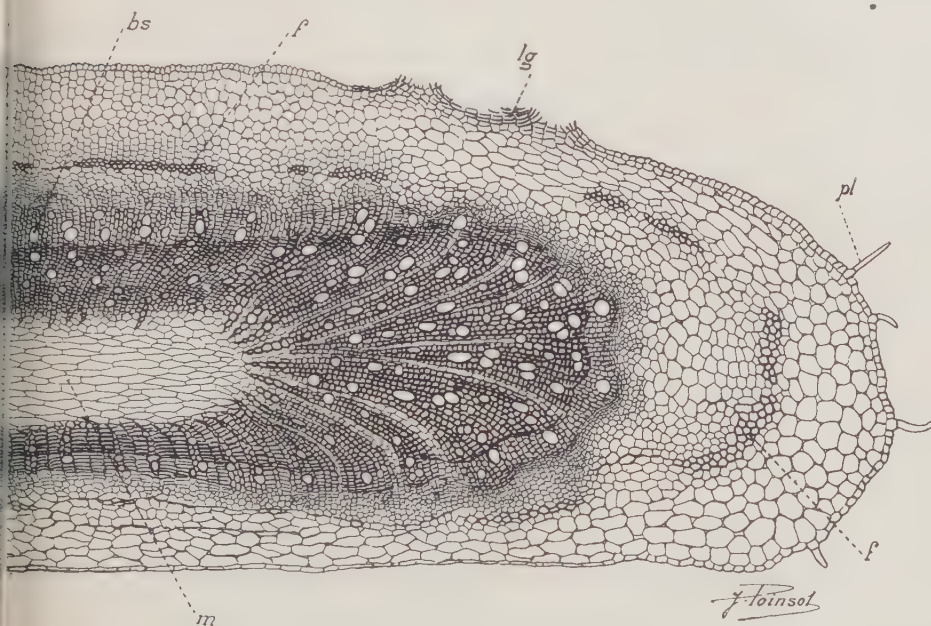


Fig. 33. — *Soja hispida*. Section transversale d'une tige emprisonnée dans des plaques parallèles, ismisme analogue à celui indiqué pour la figure 32. Cette coupe montre la différence de dimens les deux axes [en réservant les modifications anormales de la partie inférieure de la tige : (V par les rayons médullaires et les tissus qui les entourent, suivant des lignes incurvées, sauf a secondaire ; *lp*, liber primaire ; *bp*, bois primaire ; *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *lg*, liège ; *st*, s



expérience). La forme élargie en massue, aux extrémités du grand axe, provient d'un épanouissement par isonormement a été supprimé. Dans cette expérience, les plaques n'étaient pas rigoureusement parallèles aux dimensions des cellules et la différence dans l'activité du fonctionnement des assises génératrices, qui les entourent, dans le secteur médian de la racine et l'abondance de tissus lignifiés autour des vaisseaux primaires; *asph*, assise subéro-phellodermique; *lg*, liège; *ph*, phelloderme; *rm*, rayon médullaire;



ues horizontales (fin de l'expérience). La forme bombée de la partie supérieure s'explique par un mécanisme des éléments et la différence dans l'activité du fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse, suivant la direction prise par les éléments du grand axe. (Gr. : 34.) — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *ls*, liber secondaire; *bs*, bois; *pl*, poils; *f*, fibres; *m*, moelle.

verre. Les axes de la section ont respectivement 3 à 4 millimètres et 10 à 12 millimètres. Au voisinage du petit axe, l'épiderme est cellulosique, sauf en quelques points où du liège commence à se différencier. Aux extrémités, l'assise subérophellodermique a fonctionné (3 à 4 assises de liège) ; l'épaisseur de l'écorce est de 2 millimètres aux extrémités, de $3/4$ de millimètre environ dans le secteur médian. On note la présence de fibres, peu nombreuses (6 paquets). L'épaisseur totale du tissu ligneux aux extrémités est de 1 millimètre, tandis qu'au voisinage du petit axe elle est à peine de un demi-millimètre. Le dernier bois secondaire formé n'est pas encore lignifié. Le bois primaire est incurvé dans la zone située dans le secteur médian. Le liber a 18 assises dans cette même région et 22 aux extrémités. Les canaux sécréteurs de l'écorce et du liber secondaire sont bien développés partout. Les rayons médullaires sont lignifiés : donc l'anneau ligneux est complet. Le bois et les rayons médullaires commencent à s'incurver au voisinage des foyers de l'ellipse. L'endoderme est différencié, mais pas encore épaissi. Les diamètres respectifs de la moelle sont de $4\text{mm},5$ et $1\text{mm},75$ et les cellules sont allongées dans le sens du grand axe de l'ellipse.

Échantillon témoin. — Le diamètre de la tige est de $6\text{mm},5$. L'épiderme est cellulosique ; l'écorce a environ $3/4$ de millimètre d'épaisseur ; on compte 8 paquets de fibres. Les faisceaux libéro-ligneux sont séparés par des rayons médullaires et du parenchyme cellulosique. L'épaisseur totale du bois est de $3/4$ de millimètre environ. Le diamètre de la moelle est de 3 millimètres et ses cellules sont de forme arrondie.

3° *Mirabilis Jalapa.* — *Tige emprisonnée dans des plaques* (fig. 34). — L'épiderme est formé de cellules régulières, isodiamétriques, cellulosiques, légèrement cutinisées. L'écorce présente 2 à 3 assises de cellules collenchymateuses, plus petites que les cellules de l'écorce interne ; celles-ci sont représentées environ par 5 épaisseurs de cellules. L'écorce, suivant les deux directions, a une épaisseur correspondant à 10 divisions micrométriques. Le liber présente 5 épaisseurs de cellules ; le bois 8 à 10 (les quantités de bois formé correspondent à 15 et 20 divisions micrométriques suivant les deux

directions des axes de l'ellipse, la plus grande épaisseur étant aux extrémités du grand axe). En face des faisceaux du bois, se montrent des îlots de liber mou caractéristique des Nyctaginées. La tige de *Mirabilis Jalapa* présente, dans sa moelle, des faisceaux libéro-ligneux surnuméraires (eux aussi caractéristiques de cette famille). Ces faisceaux surnuméraires disposés suivant une ellipse, présentent deux gros faisceaux, entourés chacun par deux petits faisceaux qui lui sont presque accolés. Chacun de ces groupes converge vers les foyers de la grande ellipse formée par la section de la tige. Deux petits faisceaux, de contour bien différent (au lieu de présenter une forme ovoïde, ils sont arrondis), sont disposés exactement suivant le petit axe de l'ellipse. Dans la zone pérимédullaire, on compte 13 autres faisceaux surnuméraires disposés suivant une ellipse et très voisins de l'anneau ligneux. Est-ce l'action mécanique qui a provoqué l'isolement de ces faisceaux dans le parenchyme pérимédullaire ? La famille des Nyctaginées montrant fréquemment des anomalies (1) du même genre, il y a lieu de présenter ce dernier résultat, sous toutes réserves, au point de vue de son interprétation. Les cellules de la moelle ont pris une forme légèrement allongée suivant le grand axe de l'ellipse ; l'épaisseur de la moelle est de 3 millimètres suivant le grand axe et 2 millimètres suivant le petit axe.

Au voisinage du petit axe, l'anneau ligneux est représenté par 11 assises de cellules, tandis qu'aux extrémités il en présente 14 ; le nombre des vaisseaux du bois contenus dans les faisceaux libéro-ligneux du centre de la moelle est respectivement de 23, 20, 10, 9, 9, 12, 13, 11.

(1) Cf. *loc. cit.*

Fig. 34. — *Mirabilis Jalapa*. Portion de la coupe transversale d'une tige emprisonnée dans des plaques montrant l'absence d'assise subéro-phellodermique (elle n'est pas différenciée) et la disposition remarquable, suivant une ellipse, des faisceaux libéro-ligneux surnuméraires du centre de la moelle. (Gr. : 30.) — *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *l*, liber ; *lm*, liber mou ; *b*, bois ; *flbs*, faisceaux libéro-ligneux surnuméraires ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *m*, moelle.

Fig. 35. — *Mirabilis Jalapa*. Portion de la coupe transversale d'une tige témoin montrant l'assise subéro-phellodermique différenciée et ayant produit plusieurs épaisseurs de liège. (Gr. : 30.) — *ep*, épiderme ; *ec*, écorce ; *asph*, assise subéro-phellodermique ; *lg*, liège ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber ; *b*, bois ; *lm*, liber mou (propre aux Nyctaginées) ; *flbs*, faisceaux libéro-ligneux surnuméraires (*id.*) ; *m*, moelle.

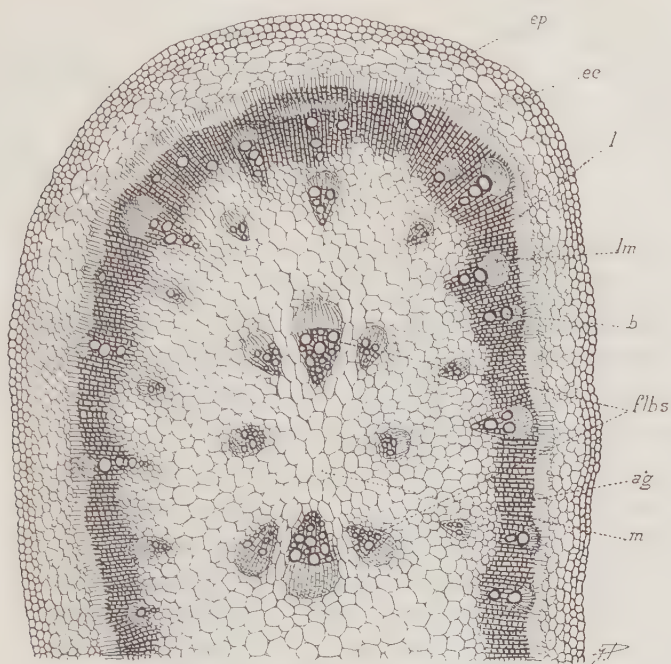


Fig. 34.

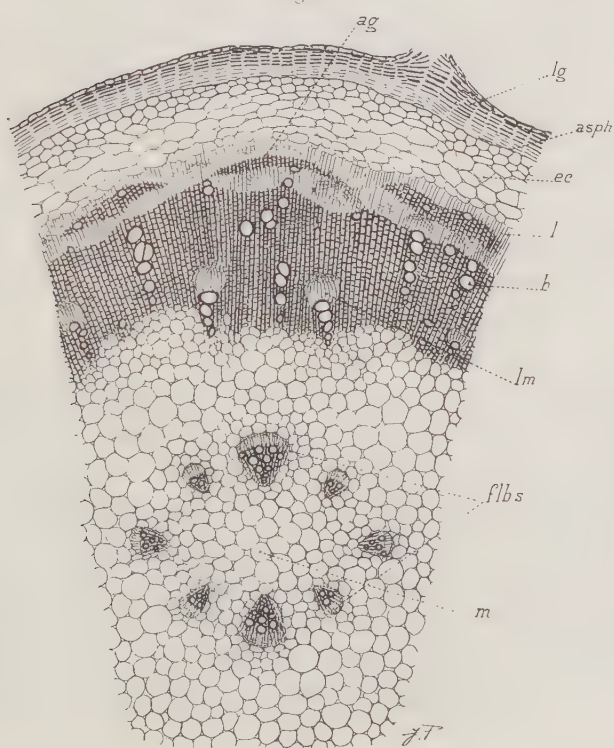


Fig. 35.

Échantillon témoin (fig. 35). — L'épiderme est lignifié, et, au-dessous de cet épiderme, on compte 6 à 7 assises de liège. L'écorce présente 6 à 7 épaisseurs de cellules, dont les assises les plus externes (2 à 3) sont à éléments plus petits et collenchymateux; les cellules sont à peu près deux fois plus grandes que dans l'échantillon emprisonné. Le liber, mieux développé que dans l'échantillon emprisonné, montre environ 6 épaisseurs de cellules; le bois présente 15 épaisseurs de cellules ligneuses: les gros vaisseaux du bois, plus abondants que dans la tige comprimée, ont aussi une lumière plus grande. Les faisceaux libéro-ligneux surnuméraires situés dans la moelle sont orientés suivant les rayons du cercle formant la section de la coupe transversale; on en compte 2 gros et 6 plus petits, à peu près équidistants. Le diamètre de la moelle est de 2^{mm},5, et les cellules qui la composent sont de forme arrondie. Le nombre des vaisseaux de chaque faisceau surnuméraire est respectivement 29, 30, 11, 14, 12, 16, 12, 18, leur nombre total (142) est donc sensiblement plus élevé que la tige comprimée (107).

4° *Soja hispida*. — *Tige emprisonnée dans des plaques* (fig. 33). — La tige a été emprisonnée dans des plaques parallèles, maintenues horizontales; la section de la tige mesure 2^{mm},5 et 8 millimètres suivant ses deux axes. L'épiderme, au voisinage du petit axe et aux extrémités, est cellulósique, sauf en deux points subérifiés symétriquement, à la partie supérieure, et qui semblent correspondre à des cassures de l'épiderme. Aux extrémités et à la partie supérieure, il est formé de cellules isodiamétriques; leurs dimensions sont environ deux fois moindres à la partie supérieure qu'aux extrémités. A la partie inférieure, l'épiderme est formé de cellules aplaties. Il y a des poils différenciés, comme à l'état normal. Aux extrémités, l'écorce présente 6 assises, à cellules arrondies, de même qu'à la partie inférieure. La partie supérieure présente 14 assises de cellules corticales (environ deux fois plus petites que les précédentes) qui sont régulièrement alignées, surtout au voisinage du petit axe. Les fibres diffèrent absolument par leurs caractères: à la partie supérieure, elles sont développées sur deux ou trois épaisseurs, formant des plages rectangulaires

très allongées et régulières ; elles sont à lumière très petite et à parois épaisses. A la partie inférieure, les fibres, nettement plus grandes et à parois peu épaissies, forment des plages aplaties et régulières, alors qu'aux extrémités elles se groupent en masses irrégulières, plus étalées. Le liber montre, dans la



Fig. 36. — *Polygonum esculentum*. Portion de la coupe transversale d'une tige emprisonnée dans des plaques parallèles montrant l'absence du péricycle sclérifié (normal) au voisinage du petit axe, tandis qu'il est développé vers les extrémités du grand axe ; les dimensions des cellules sensiblement réduites, l'écorce et l'ensemble des tissus libéro-ligneux plus de deux fois moins développés, au voisinage du petit axe. (Gr. : 26.) — *ep*, épiderme ; *cr*, écorce ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *ps*, péricycle sclérifié ; *f*, fibres, *cr*, oxalate de chaux en oursins.

région supérieure, du liber primaire, en partie écrasé, et environ 6 épaisseurs de liber secondaire, à éléments très petits. Aux extrémités, le liber primaire est mieux conservé ; quant au liber secondaire, il est aussi représenté par 6 épaisseurs de cellules. A la partie inférieure, le liber est anormal, comme le bois. A la partie supérieure, on compte environ 20 assises de tissu ligneux (formant une épaisseur totale de 1 mm, 25) ; les rayons médullaires, très étroits, sont incurvés ; à la partie inférieure, on en compte environ 11 assises complètement

aplaties et anormales (leur épaisseur totale est de $1/3$ de millimètre). Aux extrémités, le bois montre une cinquantaine d'épaisseurs d'éléments, de dimensions environ deux fois plus grandes qu'à la partie supérieure. Les rayons médullaires, bien différenciés, convergent vers les foyers de l'ellipse. Le bois primaire est bien conservé, sauf dans la région inférieure de la tige. La nature de ces tissus ligneux est totalement différente suivant la portion de tige considérée: il est vraisemblable que les tissus de la partie inférieure ont subi particulièrement l'influence de tractions et de flexions (1) imprimées à la tige dans cette région pour la maintenir dans sa position horizontale (Voir p. 215). Bien que ces phénomènes sortent du cadre de nos recherches, il y a lieu de faire remarquer l'aspect de la figure. Les tissus de la plante, dont la partie supérieure est comprimée, se sont épanouis, au moment où le dispositif a été supprimé, tandis que les tissus de la partie inférieure, pour lesquels le phénomène de traction l'emportait, n'ont pas bougé quand la tige a été libérée.

La moelle présente des cellules aplaties suivant le grand axe.

(1) JACCARD (Cf. *loc. cit.*).

CONCLUSIONS

L'origine de ce travail est dans l'étude anatomique des anomalies des rhizomes alpins. Ces anomalies se retrouvent chez des rhizomes d'autres altitudes, mais provenant de terrains dont la caractéristique est d'être toujours des terrains pierreux.

En quoi consistent ces anomalies? Essentiellement en des dissymétries : les assises génératrices ne fonctionnent pas de façon égale sur les divers points de leur pourtour, et les éléments cellulaires, tant primaires que secondaires, sont notablement plus petits dans les régions où les assises ont peu fonctionné.

Ces anomalies sont d'origine mécanique. On peut les reproduire par l'expérience sur des racines et des tiges de plantes annuelles conduites systématiquement, dans un dispositif approprié, de leur germination jusqu'à leur fructification.

On obtient morphologiquement des déformations typiques considérables : changement de forme, diminution de volume, modification d'aspect, sans qu'il y ait aucune entrave à l'évolution normale (floraison, fructification, tubérisation). Certains résultats : absence de radicelles, présence d'un bourrelet au-dessus de la partie soumise à l'action mécanique (tige), naissance de racines adventives sur le bourrelet, sont l'indice de changements dans l'équilibre osmotique et peuvent fournir l'explication de mécanismes physiologiques encore mal connus concernant la formation des racines adventives, ou des radicelles, à l'état normal.

On obtient anatomiquement la reproduction des anomalies naturelles : inégalités de fonctionnement des assises génératrices, réduction de la taille des éléments cellulaires et vasculaires. La plante réagit aussi par une lignification intense en qualité et quantité. Certaines inclusions cellulaires (chloro-leucites, grains d'amidon) présentent un diamètre réduit, et

leur quantité totale est sensiblement moindre que normalement.

De ces faits et des précédents, il résulte que, sous l'influence d'actions mécaniques, l'équilibre physico-chimique de la plante est profondément modifié jusqu'au point où cet équilibre n'est plus compatible avec la division cellulaire : à ce moment, les assises génératrices cessent de fonctionner.

Si l'on rapproche de ce fait expérimental la notion que : 1^o les plantes aquatiques ont des formations secondaires nulles ou peu abondantes ; 2^o qu'il n'existe pas de formations secondaires chez les Monocotylédones (sauf de rares exceptions) ; 3^o que certains végétaux présentent normalement des anomalies de fonctionnement dans leurs assises génératrices, on est conduit naturellement à chercher dans des actions mécaniques l'explication — et expérimentalement, la reproduction — de ces dispositions naturelles. Mes recherches actuelles sont d'ores et déjà orientées dans ce sens.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE :

Les dépôts glaciaires et fluvio-glaciaires.

PHYSIOLOGIE :

Influence de la pression sur les animaux aquatiques.

Vu et approuvé :

Paris, le 4 avril 1924.

Le doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

P. APPELL.

